



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

Thèse de l'université Henri Poincaré de Nancy I

Ecole doctorale : Biologie et Santé
U. F. R. Sciences et Techniques Biologiques



**Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ;
effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie.**

présentée par **Nathalie BREDA**

Thèse sur publications

Spécialité : Biologie Forestière

9 juin 1994

Jury : MM P. Dizengremel : président
 S. Rambal : rapporteur
 P. Cruiziat : rapporteur
 B. Saugier
 G. Aussenac
 A. Granier

Université de Nancy I
BP 239
54 506 Vandoeuvre-les-Nancy cedex

INRA - Centre de Nancy
Unité Ecophysiologie Forestière
Equipe Bioclimatologie et Ecophysiologie
54 280 Champenoux

Ce travail a été réalisé dans le cadre de différents programmes de recherches :

- contrat européen (STEP CT90 0050 C) : "Water stress, xylem dysfunctions and dieback mechanisms in European oak trees"

- contrat région lorraine (n°1448 A) : "Croissance et fonctionnement hydrique du chêne pédonculé et du chêne sessile dans la plaine lorraine : application à la mise en valeur des chênaies."

- GIP "Ecosystèmes Forestiers"

SYNTHESE

Sommaire de la synthèse

Introduction	1
Site expérimental et dispositifs.....	5
Niveaux d'approches et techniques d'étude.....	7
Mesures et échantillonnages.....	7
Données climatiques et ETP	7
Observations phénologiques et dendrométriques.....	8
(1) - Ecophysiologie des chênes en conditions naturelles	10
(1.1) Phénologie.....	10
(1.2) Variabilité inter-arbre des densités de flux de sève	13
(1.3) Modifications des relations hydriques du chêne par la sécheresse	15
(a) Contrôle stomatique de la transpiration	15
(b) Embolie en conditions naturelles.....	16
(c) Conductance hydraulique totale du sol aux feuilles	17
(d) Interface sol-racine	19
(2) - Rôle des modifications du couvert et de la sécheresse sur la transpiration et la croissance du peuplement.....	21
(2.1) Variations intra-annuelles	21
(2.2) Variations inter-annuelles.....	23
(2.3) Modélisation de la transpiration : conductance du couvert.....	26
(2.4) Interactions LAI, T/ETP, sécheresse et croissance.....	33
(3) - Bilan hydrique.....	36
(3.1) Mesures neutroniques de réserve hydrique.....	36
(3.2) Réserve hydrique du sol calculée	37
(3.3) Modèle climatique.....	37
(a) Fonction interception et interception moyenne sur la saison	38
(b) Fonctions transpiration et déficit hydrique.....	38
(c) Comparaison des évolutions de réserve mesurées et modélisées.....	40
(d) Améliorations possibles du modèle de bilan hydrique.....	41
(4) - Discussion générale et perspectives.....	44
Références bibliographiques.....	49
Liste de documents fournis en annexe.....	59

Introduction

Fleuron de notre patrimoine forestier, le chêne a depuis toujours été l'objet d'une sollicitude particulière des gestionnaires qui apprécient à la fois la spontanéité de son installation et la qualité de son bois. Très tôt aussi, les sylviculteurs se sont attachés à gérer l'abondance de ses régénérations par des soins cultureux appropriés et à expérimenter des traitements favorisant sa croissance. Les aménagistes quant à eux, partagés par leurs objectifs de productivité et influencés par les prérogatives des propriétaires, animent d'incontournables débats autour du mode de gestion des peuplements de chêne ...

La pratique forestière a par le passé occulté la notion d'espèce, proposant des guides sylvicoles de recommandations pour le traitement "du" chêne. La distinction entre le chêne sessile ou rouvre (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et le chêne pédonculé (*Quercus robur* L.) s'est en effet longtemps heurtée à la difficulté d'identification claire et à l'existence fréquente de peuplements mélangés. Par exemple, les travaux anciens ne mentionnent pas de différences dans les régimes de dépressage ou d'éclaircie à appliquer aux peuplements purs d'une espèce ou de l'autre (Trencia, 1989). Toutefois, Pardé (1942) leur accordait des tempéraments et des exigences "quelque peu différents".

Les efforts menés parallèlement pour préciser la définition taxonomique (Dupouey, 1983, Grandjean et Sigaud, 1987) et les exigences écologiques (Becker et Lévy, 1990) des espèces de chêne françaises ont contribué à sensibiliser les gestionnaires forestiers aux différences spécifiques (Sigaud, 1986). L'Inventaire Forestier National annonce même, certes prudemment, des surfaces boisées par espèce (2,4 millions d'hectares en *Q. robur* et 1,8 en *Q. petraea*).

Des comportements et des productivités différents des chênes sessile et pédonculé, selon les conditions de milieu, ont été rapportés (Becker et Lévy, 1990). En particulier, des dépérissements affectant sélectivement le chêne pédonculé après une série d'années déficitaires en précipitations ponctuée par la sécheresse exceptionnelle de 1976 ont révélé la mauvaise adéquation de l'espèce dans les stations concernées (Becker et Lévy, 1983). Ainsi, le chêne pédonculé semble plus sensible à des déficits hydriques, et dans une moindre mesure, à la pauvreté minérale du sol ; le chêne sessile est quant à lui affecté par la présence d'une nappe d'eau temporaire proche de la surface du sol. La productivité des deux essences est souvent très différente sur une même station. Ces différences peuvent même conduire, dans certaines conditions édaphiques et à la suite d'années sèches, à de graves dépérissements du chêne pédonculé, comme ce fut le cas entre 1978 et 1982 dans différents contextes climatiques et stationnels. Si le chêne sessile était resté pratiquement indemne à Tronçais, celui-ci n'est pas toujours épargné, bien que ses dépérissements soient réversibles et n'entraînent généralement pas de mortalité.

Fonctionnement hydrique intégré

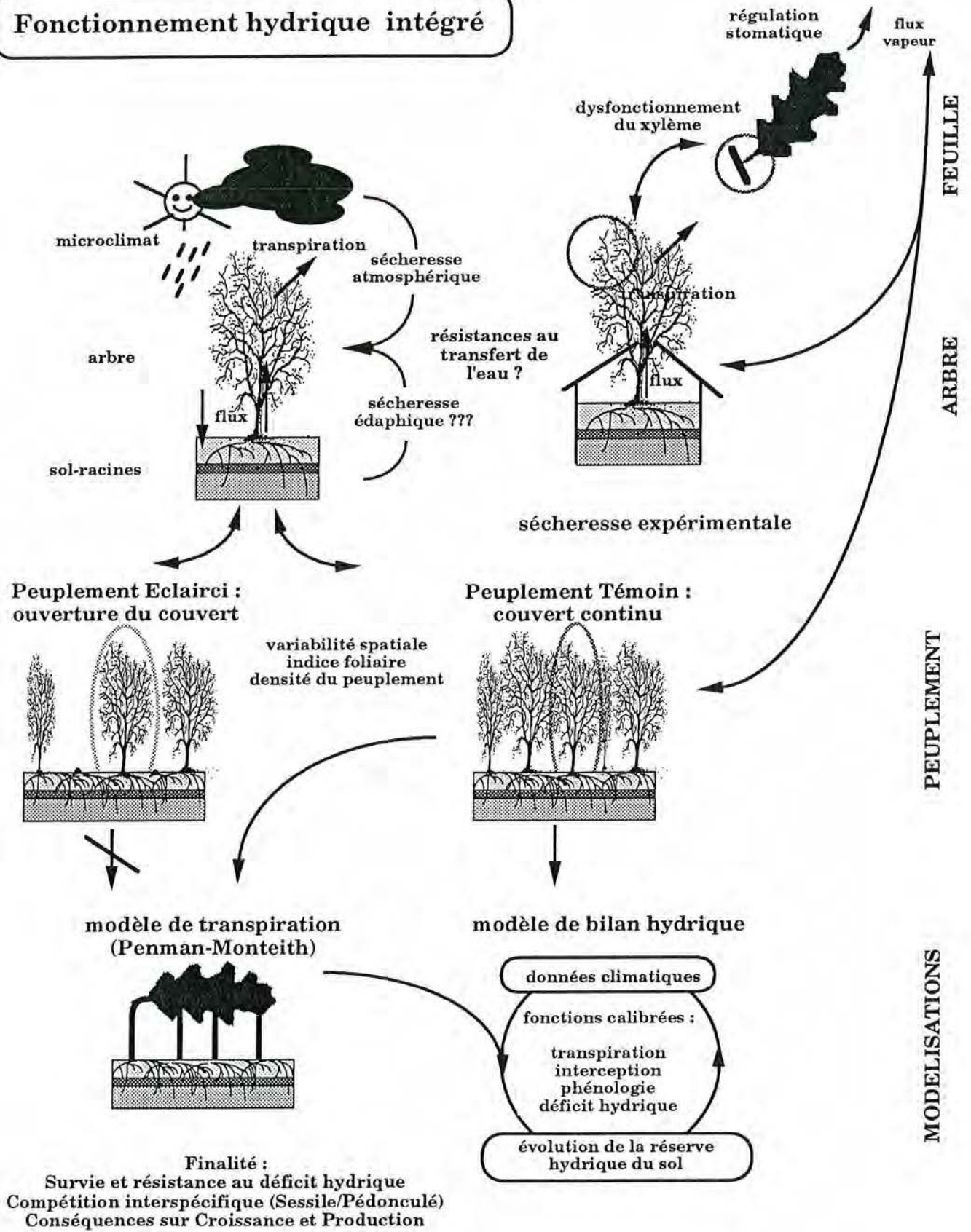


Figure 1 : Schéma général de la démarche mise en œuvre pour analyser et formaliser le fonctionnement hydrique intégré de l'arbre au peuplement.

Dans ce contexte, d'importants programmes de recherches dans lesquels s'inscrit ce travail ont été entrepris, afin de préciser l'écophysiole (et en ce qui nous concerne les caractéristiques spécifiques du fonctionnement hydrique) de ces deux espèces en peuplement mélangé. Si un certain nombre de résultats est acquis (le plus souvent en conditions contrôlées) sur le comportement vis-à-vis de la sécheresse des semis et jeunes plants de chênes, peu d'informations sont disponibles sur arbres adultes et en ambiance forestière. A cet égard, les travaux de Nizinski et Saugier (1989) et de Dolman et Van den Burg (1988) sur *Quercus petraea* ou de Penka (1985) sur *Quercus robur* méritent d'être mentionnés. Aucune étude n'analyse *a fortiori* ces comportements écophysiole en peuplement mélangé.

Ce travail d'écophysiole intégrée à des échelles d'approche hiérarchisées et dépendantes (peuplement - arbre - feuille - xylème) est avant tout un travail analytique, dont l'objectif général est de décrire et quantifier les flux d'eau dans l'écosystème (**figure 1**). Des aller-retours entre l'arbre étudié dans son ambiance forestière et le peuplement sont nécessaires à l'analyse de la variabilité entre individus et à la prise en compte de la variabilité spatiale du site. La décomposition des mécanismes nécessite le plus souvent une analyse encore plus fine, à l'échelle de la feuille ou du xylème, ou encore au niveau de l'interface sol-racine.

Le premier des objectifs de ce travail était d'arriver à une description fine des mécanismes de transferts de l'eau dans l'arbre et le sol, et d'évaluer les différentes résistances à ce transfert (sol, arbre, stomates). La démarche envisagée consistait à décrire les flux vapeur (transpiration foliaire) et liquide (flux de sève) en absence de contrainte hydrique, puis à analyser les mécanismes de régulation et de dysfonctionnements susceptibles d'intervenir en condition d'alimentation hydrique limitante. Ainsi, conductance stomatique et perte de conductivité de pétioles ont été mesurées lors de la progression de la sécheresse. Toutefois, il est apparu dès la première année d'observation que l'occurrence d'un stress hydrique estival n'était pas rare en Lorraine, et qu'elle rendait la description d'un fonctionnement optimal tout aussi aléatoire que celle d'une sécheresse naturelle. C'est ainsi que nous avons mené parallèlement nos observations sur des arbres d'un plateau bien alimenté en eau par irrigation et d'un plateau soumis à un stress hydrique prolongé grâce à un équipement lysimétrique. Cette étude comparative "sec - témoin irrigué" a été restreinte à un nombre limité d'individus pour des raisons techniques évidentes. Parallèlement à cette étude des effets d'une sécheresse édaphique sur la physiologie des arbres, un important travail a concerné la description de la dynamique de l'eau dans le sol en relation avec l'enracinement. Une réflexion sur la définition d'indicateurs pertinents du niveau de contrainte hydrique *in situ* a été inspirée par cette étude conjointe des résistances dans le sol et dans l'arbre.

Un second objectif était d'évaluer l'influence des contraintes hydriques sur la croissance des arbres. Cela nécessitait une étude plus extensive, à l'échelle du peuplement. La production des peuplements forestiers est modulée par la concurrence en particulier pour l'eau, mais aussi la nutrition minérale et la lumière. L'approche menée ici nous a permis de quantifier les conséquences de ce déficit hydrique. Cette démarche comparative "sec-irrigué" sous-entend les hypothèses suivantes : (1) sur le type de station étudié à excellente fertilité, la concurrence pour la nutrition minérale est négligeable, (2) la réduction de croissance est essentiellement liée à des phénomènes de sécheresse. Ces hypothèses inhérentes à la démarche pourront être discutées au terme de l'étude. La technique sylvicole courante permettant de moduler les contraintes issues de la concurrence est d'intervenir sur la structure du couvert par des éclaircies et par le contrôle du sous-étage. Pour étudier ce type d'effet, nous avons décrit dans un premier temps le fonctionnement du couvert de chêne dans son état initial dense, puis nous avons analysé dans un second temps les réponses à une éclaircie vigoureuse. Les effets de l'ouverture du couvert ont été analysés en terme de bilan hydrique du peuplement (réserve hydrique disponible du sol, transpiration, interception) et sous l'angle des réponses écophysologiques. Là encore, l'analyse détaillée de la réaction individuelle à cette intervention a concerné un nombre limité d'arbres d'avenir, l'objectif étant de quantifier les modifications du fonctionnement hydraulique des arbres consécutives à l'éclaircie.

L'effort de modélisation des transferts hydriques présenté permet enfin une intégration synthétique, dans le contexte pédoclimatique du peuplement, des résultats fonctionnels obtenus à l'échelle de l'arbre ou du peuplement à différents pas de temps. La consommation en eau du couvert forestier a été quantifiée dans ses deux composantes majeures (la transpiration et l'évaporation de l'eau interceptée par le feuillage) et modélisée par une approche de type Penman-Monteith ; celle-ci nécessite la connaissance des fluctuations des résistances aérodynamique et du couvert selon les conditions de l'environnement (microclimatiques et édaphiques) et de l'état phénologique des arbres. Si un certain nombre de travaux récents décrivent la conductance de couverts résineux (Stewart, 1988, Gash *et al.*, 1989, Granier et Loustau, 1994) ou tropicaux (Roberts *et al.*, 1990, Dolman *et al.*, 1991), peu d'études ont été réalisées sur les couverts de feuillus tempérés. Aussi avons nous entrepris une description analytique des variations de conductance du couvert de chêne en relation avec les facteurs climatiques et édaphiques, mais aussi avec la dynamique saisonnière d'indice foliaire. La modélisation de la transpiration a été menée parallèlement.

Après avoir décrit les interactions arbres - milieu, notamment la réponse à la demande climatique et au déficit hydrique, un modèle de bilan hydrique a été développé pour rendre compte des variations de réserve hydrique du sol consécutives à l'évapotranspiration réelle du peuplement. L'objectif de ce modèle de bilan hydrique est de fournir un outil prévisionnel des niveaux de contraintes hydriques subies par les arbres, à partir de paramètres d'entrée

climatiques et de relations fonctionnelles calibrées expérimentalement. Dans cette partie de l'étude, la prise en compte de la phénologie du couvert dans les variations intra-annuelles de transpiration a nécessité des observations de débourrement et de suivi d'indice foliaire.

Nota : dans la suite du texte, les renvois aux figures et tableaux de la synthèse sont indiqués en gras. Les renvois aux figures des différentes publications sont indiqués en italique.

Figure 2 : Extrait de la convention ONF mentionnant la situation du dispositif expérimental.

DISPOSITIF EXPERIMENTAL N°	Forêt domaniale de Champenoux
NATURE : Eclaircies	Direction Régionale : Lorraine
ESSENCES : Chêne	Centre de Gestion : Lunéville
SURFACE : 0,643 ha	Cantonnement : Lunéville-Bayon
	District : Einville
	Triage : Champenoux
	Série :
	Parcelle : 52
	Commune : Réméréville
	Nom du dispositif : CHAMP 1

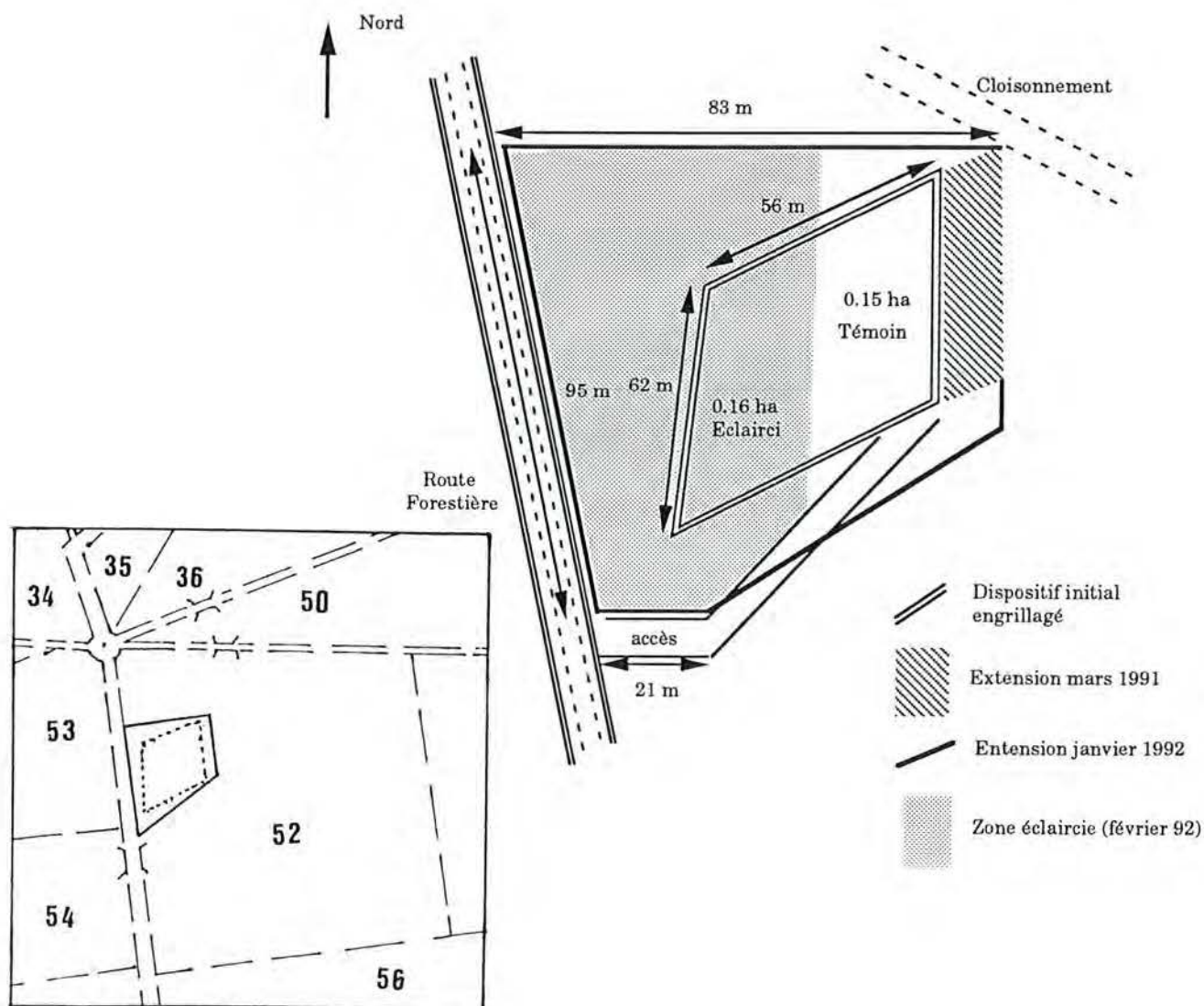
Date d'installation : 1/1/1986
 A disp. CNRF du : 1/1/1986
 Date d'extension : 1/1/1992

durée : 15 ans
 au : 1/1/2001

Mise H.A. : oui
 Station : Sylviculture
 Labo. : Ecophysiologie

THEME DE RECHERCHES : Interaction eau-éclaircie-croissance

PLAN DE SITUATION



Site expérimental et dispositifs

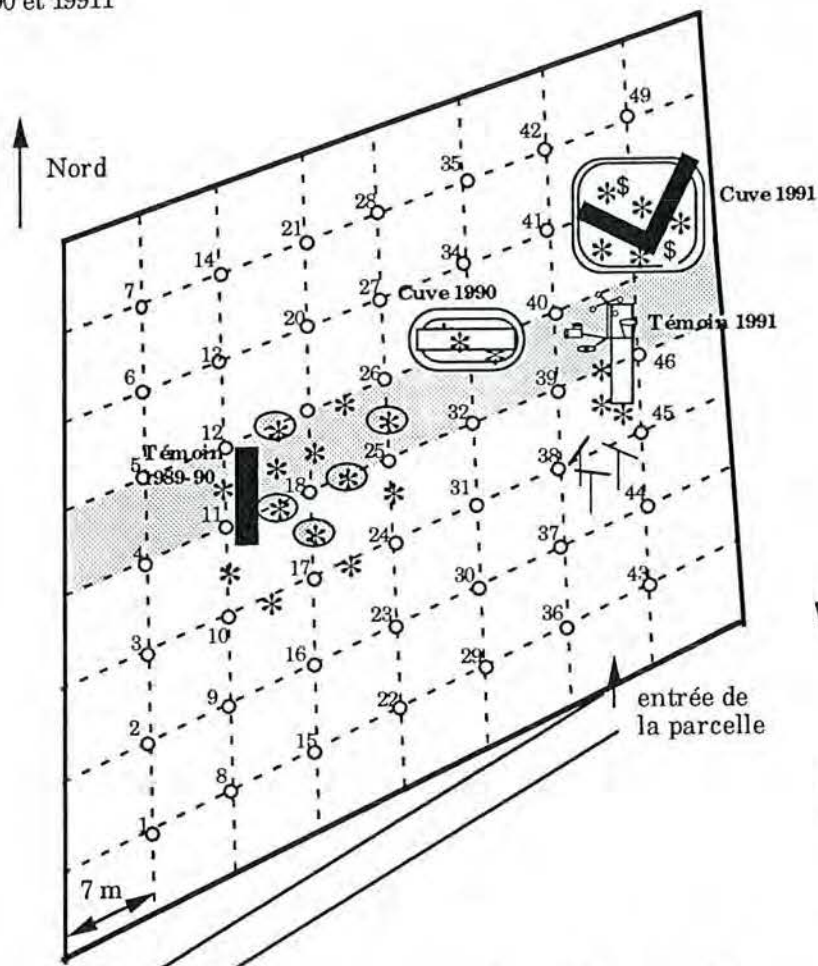
La forêt domaniale de Champenoux, située à 15 km à l'est de Nancy (48°44 N, 6°14 E, altitude : 237 m), est composée à 88% en volume de chêne. Les deux espèces sessile et pédonculé y sont représentées, se régénèrent bien naturellement, et leur qualité et leur croissance sont satisfaisantes. Notre dispositif a été installé en 1989 dans la parcelle 52, dont le peuplement serait issu de la glandée exceptionnelle de 1949 (d'après l'aménagement de la forêt, Guillery, 1987). Nos observations sur rondelles, réalisées en hiver 89-90, montrent en fait qu'un nombre important d'individus était issu de la glandée partielle de 1961. Les arbres du peuplement principal couvrent en 1993 une gamme d'âges s'échelonnant donc entre 32 et 44 ans. L'analyse des cernes d'un échantillon de 180 carottes révèle un âge moyen de 33 ans (Bert, com. pers.). Le dispositif initial d'une superficie de 0,31 ha a été étendu à 0,64 ha en janvier 1992 et mis hors aménagement jusqu'en 2001 (**figure 2**). La parcelle, située au fond d'un petit talweg, est installée sur une excellente station : la hauteur dominante est de 16 m, ce qui positionne la station au-dessus de la meilleure classe de fertilité pour le chêne définie par Trencia (1989), bien que l'âge du peuplement soit à la limite de validité inférieure des classes. De même, la hauteur du peuplement le positionne au-dessus des meilleures croissances observées par Brucciamacchie (1982) sur jeunes parcelles de chêne à Champenoux, cette fois à la limite de validité supérieure. L'analyse chimique de la composition du sol brun lessivé à pseudogley ainsi que la profondeur du sol permettant une bonne réserve hydrique, les analyses foliaires (Belgrand, comm. pers.) et dendrochimiques (Lévy, comm. pers.) ont confirmé cette bonne fertilité.

Les chênes sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) et pédonculé (*Quercus robur* L.) sont présents en mélange sur la parcelle et constituent l'étage dominant. Le sous-étage, qui était essentiellement composé de charme et de tilleul, a été supprimé dès l'installation du dispositif et les rejets ont été régulièrement coupés. En raison de l'âge des chênes, peu d'individus fructifient. Un travail préliminaire d'identification spécifique sur des critères de morphométrie foliaire (Dupouey et Badeau, 1993, Aas 1993) a permis de choisir des individus aussi typiques que la station le permettait (**annexe 1**). Toutefois, en raison de caractéristiques de la station plus favorables au chêne sessile, le chêne pédonculé est moins représenté en effectif et n'est pas typique de l'espèce (Badeau, 1990) ; de plus, dans le peuplement étudié, la compétition entre les espèces a déjà établi une hiérarchie sociale : les chênes pédonculés ne font plus partie de l'étage dominant. Ainsi, les deux espèces ne sont plus en conditions microclimatiques et édaphiques strictement identiques.

Ce site expérimental a représenté le pivot d'un ensemble pluridisciplinaire d'expérimentations faisant partie d'un programme européen (projet STEP CT90 0050 C) qui a débuté en juin 1991 et qui a été l'occasion de nombreuses collaborations internationales

Figure 3 : Equipements du dispositif expérimental de Champenoux (Parcelle 52)

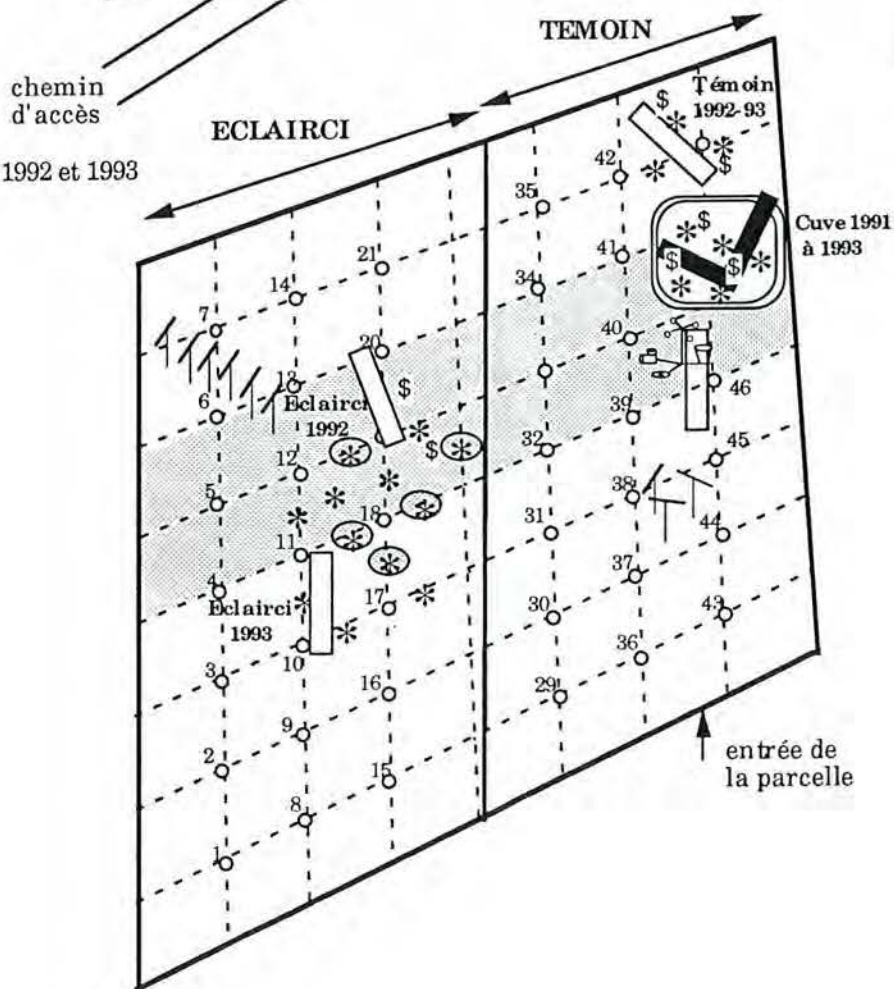
(a) 1990 et 1991



Légende

- pluviomètre + bac à litière
- ▭ échafaudage
- * tube de sonde à neutrons
- batterie de tensiomètres
- ⌘ batterie de micropsychromètres
- ▭ cuve de dessèchement
- ☒ poste météorologique
- ⌋ thermopile linéaire
- ▨ suivi de croissance

(b) 1992 et 1993



(Universités d'Arizona, USA, de Bayreuth, RFA, de Viterbo et de Padova, Italie). Nous avons assuré le suivi et la continuité des mesures au cours des 5 années de mesures intensives sur cet important dispositif de terrain, comportant plusieurs traitements (**figure 3**). Un bref résumé de l'historique des expérimentations menées sur la parcelle permet de situer les objectifs poursuivis ainsi que les publications s'y rapportant :

- 1989 : étude préliminaire, concernant les aspects stationnels, notamment l'analyse de la variabilité spatiale (inventaire et cartographie floristique, description pédologique, inventaire du matériel sur pied) et les premières mesures écophysologiques sur chêne sessile (Bréda, 1990b).

- 1990 : étude de l'effet d'une sécheresse édaphique sur chêne sessile dans un dispositif lysimétrique comportant 4 arbres (publications 1 et 6, Bréda, 1990a, Epron *et al.*, 1992)

- 1991-1993 : étude comparée de la réponse à la sécheresse de *Quercus petraea* (sessile) et *Quercus robur* (pédonculé) (publications 2, 4 et 5, Epron et Dreyer, 1993)

- 1992-1993 : étude des effets de l'éclaircie sur le fonctionnement hydrique et la croissance des arbres et du peuplement (chêne sessile uniquement) (publications 3 et 4, Aussenac *et al.*, 1993, Aussenac *et al.*, 1994).

Ce travail de synthèse reprend les principaux résultats des ces diverses expérimentations et les intègre dans un schéma global de fonctionnement hydrique à l'échelle de l'arbre et du couvert. Des résultats inédits nécessaires à l'interprétation de l'évolution à moyen terme du peuplement (bilan hydrique, conductance de couvert, croissance) constituent une originalité par rapport aux publications.

Paramètre étudié	Technique	Fréquence de mesure	Période	Année
Croissance et développement				
Phénologie	Notation débourrement	2 jours	mi-avril à fin mai	1990 à 1993
Croissance				
1- hauteur	Dendromètre Blumm Leiss	annuelle		
2- circonférence	Mètre ruban	15 jours	mi-mars à octobre	1989 à 1993
Indice foliaire				
1- Suivi saisonnier	Mesures de rayonnement (thermopiles fixes)	semi-horaire	mai à octobre	1990 à 1993
	Demon	2 à 8 jours	mai à septembre	1992 et 1993
2- LAI maximum	LAI-2000 Licor	1 mesure test		1993
	Litières en pièges fixes	hebdomadaire	mi-sept. à décembre	1989 à 1993
Etat hydrique du sol				
Teneur en eau				
1- Humidité volumique	Sonde NEA	8 à 15 jours	mars à décembre	1989 à 1993
	TDR	hebdomadaire	juin à septembre	1993
	Sondes capacitives	hebdomadaire	juin à septembre	1992 et 1993
2- Humidité pondérale	Gravimétrie	occasionnel		
Potentiel hydrique du sol				
1- Tensiomètres	DTE-1000 Nardeux	hebdomadaire	mai à juillet	1989 à 1993
2- Micropsychromètres	Sondes céramiques Wescor	hebdomadaire	mai à octobre	1990 à 1993
3- Courbes de rétention	Labo et in situ			
Densité apparente				
	Densimètre Cambell Cylindres	à la pose des tubes en début d'expérience		1990
Relations hydriques des arbres				
Potentiel hydrique foliaire				
1- Cinétiques journalières	Bombe de Scholander	bi-mensuel	juin à septembre	1992
2- Potentiel de base		hebdomadaire	juin à octobre	1989 à 1993
3- Potentiel minimum		hebdomadaire	juin à octobre	1989 à 1993
Transpiration et échanges gazeux				
1- Flux de sève	Fluxmètre radial	semi-horaire	mai à octobre**	1989 à 1993
2- Porométrie	Li-Cor 1600*	hebdomadaire	juin à septembre	1989 à 1993
3- Echanges gazeux (A, gw)	Li-Cor 6200	bi-mensuel	juin à septembre	1990 à 1993
Conductance hydraulique totale				
	Relation flux/potentiels	bi-mensuel	juin à septembre	1992
	$\Delta Y = Y_b - Y_{min}$	hebdomadaire	juin à octobre	1989 à 1993
Embolie (pétioles et rameaux)				
perte de conductivité	Conductimétrie	bi-mensuel	juin à octobre	1990 à 1992
Microclimat et interception				
Poste météo au dessus du couvert			mai à octobre	1989 à 1993
1- vent	Anémomètre			
2- rayonnement global	Pyranomètre	semi-horaire		
3- température, déficit de saturation	Psychromètre ventilé			
4- pluie incidente	Pluviomètre automatique			
Interception des précipitations				
Pluie incidente et pluie au sol	Pluvio. à lecture directe	après chaque pluie	pleine feuillaison	1990 à 1993

* : surface de la chambre du poromètre : 15 cm² de 1989 à 1991, 2 cm² à partir de 1992

** : les capteurs de flux de sève ont été retirés des arbres à la fin de chaque saison et changés de place au printemps suivant

Tableau 1 : Présentation synthétique des paramètres étudiés, des techniques utilisées, des périodes et fréquences de mesures.

Niveaux d'approches et techniques d'étude

Mesures et échantillonnages

Les procédures d'échantillonnage et la fréquence des mesures sont capitales dès lors que des changements d'échelles sont envisagés, à la fois dans le temps (évolution journalière, saisonnière ou tendance inter-annuelle) et dans l'espace (feuille, arbre, placeau, couvert). Aussi, bien que les protocoles détaillés soient décrits dans chacun des articles concernant la sécheresse (publication 1), la comparaison d'espèces (publication 2) ou l'éclaircie (publication 3), le **tableau 1** résume les techniques mises en oeuvre chaque année d'étude et le pas de temps des mesures. Signalons à propos des mesures de flux de sève que des fluxmètres radiaux (Granier, 1985) ont été utilisés en routine au cours des 5 saisons de mesures (du printemps à l'automne, avec démontage en hiver). La procédure de calcul de la transpiration du peuplement, à partir d'un échantillon stratifié d'arbres dans les différentes classes de section d'aubier (un exemple est donné *figure 1* de la publication 3), est décrite dans la publication 1. Diverses expériences de confrontation avec d'autres méthodes ont été conduites parallèlement de manière ponctuelle et sont décrites dans la publication 5 et en **annexe 2**. Le **tableau 2** précise les effectifs d'arbres dont les relations hydriques ont été détaillées. Le **tableau 3** rassemble les équipements de mesures d'humidité et de potentiel hydrique du sol (publication 4). Une discussion critique et comparative de ces techniques est fournie en **annexe 3**.

Données climatiques et ETP

Deux sources de données météorologiques ont été utilisées selon les applications : l'analyse de la transpiration du peuplement a été réalisée par référence à l'ETP Penman horaire, utilisée comme index climatique (expression indépendante de la structure du couvert végétal) et calculée à partir de données mesurées sur le site expérimental. Un poste météo a été installé au sommet d'un échafaudage environ 2 m au-dessus du couvert. Les données climatiques nécessaires au calcul de l'ETP Penman ont été enregistrées au pas de temps semi-horaire de mai à octobre : rayonnement global (pyranomètre Kipp en 1989-1990 puis Cimel de 1991 à 1993), températures humides et sèches (psychromètre ventilé, modèle INRA), pluie (pluviomètre automatique à auget basculeur, Campbell ARG 100, surface réceptrice 490 cm²) et vitesse du vent (anémomètre Vector Instrument). Le rayonnement net a été mesuré au bilanmètre (Didcot) tout au long de l'été 1991 (Gay, 1991). Au cours des autres campagnes, le rayonnement net a été estimé à partir du rayonnement global et de la relation établie en 1991 au pas de temps semi-horaire ($R_n = 0.71 * R_g - 15$). De plus le rayonnement sous couvert (1.50 m au dessus du sol) a été enregistré par des thermopiles linéaires (modèle INRA, Baldy *et al.*, 1973). Toutes ces informations ont été stockées par une centrale Campbell CR7 et transférées toutes les semaines au laboratoire. La pluie au sol a été relevée après chaque

	Témoïn		Sec		Eclairci
	<i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i>	<i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i>	<i>Q. petraea</i>
1989	5	-	-	-	-
1990	4	-	5	-	-
1991	2	2	3	3	-
1992	1	1	2	2	6
1993	4	-	2	-	8

Tableau 2 : Effectifs d'arbres des deux espèces mesurés en flux de sève, porométrie et potentiels hydriques foliaires au cours des différentes campagnes de mesures

		Témoïn	Irrigué	Sec	Eclairci
		Humidité	1989	12	-
	1990	7	3	2 + 1	-
	1991	-	3	4 + 1	-
	1992	2 + 1	-	4 + 1	12 + 1
	1993	2 + 1	-	4 + 1	12 + 1
Potentiel	1989	5 T	-	-	-
	1990	5 T	-	-	-
	1991	5 T	-	2 μ P	-
	1992	2 μ P	-	3 μ P	5 T + 2 μ P
	1993	2 μ P	-	3 μ P	5 T + 2 μ P

Tableau 3 : Nombre de tubes d'accès de sonde à neutrons courts (140 à 160 cm) + longs (260 cm), de batteries de 5 tensiomètres (T) à -15, -30, -60, -90, -120 cm et de 5 micropsychromètres (μ P) à -25, -50, -80, -110, -140 cm

		Témoïn		Sec		Eclairci
		<i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i>	<i>Q. petraea</i>	<i>Q. robur</i>	<i>Q. petraea</i>
Croissance	1989	175	-	-	-	-
	1990	146	39	7	-	-
	1991	137	42	3	3	-
	1992	91	41	3	3	84
	1993	97	41	3	3	88
Phénologie	1989	-	-	-	-	-
	1990	10	10	8	-	-
	1991	10	10	3	3	-
	1992	10	10	3	3	15
	1993	10	10	3	3	15

Tableau 4 : Effectifs d'arbres suivis en croissance en circonférence et effectifs d'arbres dont le développement des bourgeons a été observé.

pendant la période de végétation, dans 49 pluviomètres à lecture directe (surface réceptrice 400 cm²). La pluie incidente utilisée pour le calcul des interceptions a été mesurée par un pluviomètre de référence installé dans une clairière voisine. Pour la modélisation du bilan hydrique, le poste météo INRA d'Amance, situé à 6 km de la parcelle d'étude, a fourni les données climatiques annuelles (précipitations, températures et ETP Penman) ainsi que les valeurs normales mensuelles calculées sur 30 ans (1966 à 1989), utilisées pour situer la représentativité climatique des années d'étude. La pluviométrie annuelle moyenne enregistrée au poste météo d'Amance est de 744 mm, dont 400 mm pendant la saison de végétation et l'ETP Penman de 830 mm (dont 680 mm pendant la saison de végétation).

Dans ce travail, les diverses utilisations de l'ETP Penman aux pas de temps journalier ou décadaire sont les suivantes : (1) indicateur de la demande climatique en évaporation (2) définition d'un indice de stress hydrique (rapport T/ETP) (3) donnée d'entrée modèle du bilan hydrique (4) variable explicative synthétique (combinaison de 4 variables climatiques élémentaires) de la croissance et du développement des végétaux (Choisnel *et al.*, 1992). La formulation de Penman-Monteith, qui introduit des résistances à la diffusion de l'eau (stomatique et aérodynamique) est utilisée comme modèle d'évapotranspiration maximale (ETM) dans l'analyse des réponses du couvert aux facteurs climatiques et la modélisation de la transpiration.

Observations phénologiques et dendrométriques

Développement des bourgeons et début de feuillaison : Le stade de développement des bourgeons a été noté tous les 2 ou 3 jours selon l'échelle utilisée par le Laboratoire de Phytoécologie (Dupouey, comm. pers.) comportant 6 stades ; les observations ont été réalisées de manière directe depuis les échafaudages ou depuis le sol avec des jumelles. L'échantillonnage utilisé pour ces observations est présenté par traitement et par espèce dans le **tableau 4**.

A chaque date d'observation, une note de 0 à 100 a été attribuée (échelle ci-dessous). En raison de la forte variabilité de débourrement de bourgeons selon leur position sur la pousse mais aussi selon leur position dans la couronne (Harmer, 1991), une seule note globale par arbre a été retenue, après observation du houppier complet. L'utilisation des stades intermédiaires a permis de pondérer la notation, selon la proportion de bourgeons dans un état de développement ou dans l'état suivant.

Echelle de notation :

B₀ : bourgeon pointu à sa taille hivernale (note 0)

B₀-B₁ : note 9, B₁-B₀ : note 18

B₁ : bourgeon gonflé, allongé, écailles non décollées (note 27)

B₁-B₂ : note 30, B₂-B₁ : note 33

		<i>Q. petraea</i>	<200	200-300	300-400	>400	total
Témoin	1989		60	53	37	25	175
	1990		37	49	31	29	146
	1991		30	43	30	34	137
	1992		6	36	21	28	91
	1993		5	34	27	31	97
Eclairci	1992		12	32	19	21	84
	1993		11	33	17	27	88
Sec	1990		2	1	1	3	7
	1991		-	-	2	1	3
	1992		-	-	2	1	3
	1993		-	-	2	1	3

		<i>Q. robur</i>	<200	200-300	300-400	>400	total
Témoin	1989		-	-	-	-	0
	1990		-	12	18	9	39
	1991		-	12	20	10	42
	1992		-	11	20	10	41
	1993		-	11	20	10	41
Sec	1990		-	-	-	-	0
	1991		-	1	-	2	3
	1992		-	1	-	2	3
	1993		-	1	-	2	3

Tableau 5 :
Répartition par classe de circonférence des échantillons d'arbres étudiés en croissance dans chaque traitement et pour les deux espèces de chêne.

- B₂ : bourgeon un peu éclaté, début de décollement des écailles (note 36)
 - B₂-B₃ : note 45, B₃-B₂ : note 54
- B₃ : bourgeon bien éclaté, on voit les feuilles accolées (note 63)
 - B₃-B₄ : note 72, B₄-B₃ : note 81
- B₄ : feuilles étalées à contour visible (note 90)
 - B₄-B₅ : note 93, B₅-B₄ : note 96
- B₅ : allongement de la tige (note 99)

Détermination de l'indice foliaire du peuplement : Quatre approches complémentaires ont été mises en œuvre, sans distinguer les deux espèces mélangées trop intimement pour pouvoir quantifier leurs contributions respectives à l'indice foliaire total : (1) Ramassage de litière en pièges fixes (1989 à 1993), (2) Relations allométriques surface d'aubier / surface foliaire (1993), (3) Utilisation de LAI-mètres pour le suivi saisonnier de LAI (Demon, 1992 et 1993) et la mesure d'indices foliaires locaux (LAI-2000, 1993) et (4) Inversion de la loi d'extinction de la lumière de Beer-Lambert (1990 à 1993). Les méthodes (1) et (2) ne permettent de déterminer que l'indice foliaire maximum, tandis que les méthodes (3) et (4) fournissent une mesure continue de l'évolution saisonnière de LAI. Ces techniques sont détaillées, comparées et critiquées en **annexe 4**.

Dendrométrie : La croissance en circonférence a été mesurée au ruban sur un important échantillon d'arbres (**tableau 4**), répartis le long d'un transect traversant le dispositif d'est en ouest. En raison de la précision de la mesure (± 1 mm), les résultats ont été essentiellement exploités en valeur moyenne par classe de circonférence initiale (< 200 mm, 200-300, 300-400 et > 400 mm). Dans chaque traitement, les échantillons ont été conçus pour être représentatifs de la parcelle dans chacune de ces 4 classes de circonférences (**tableau 5**). Les mesures ont été réalisées de la mi-mars à la mi-novembre.

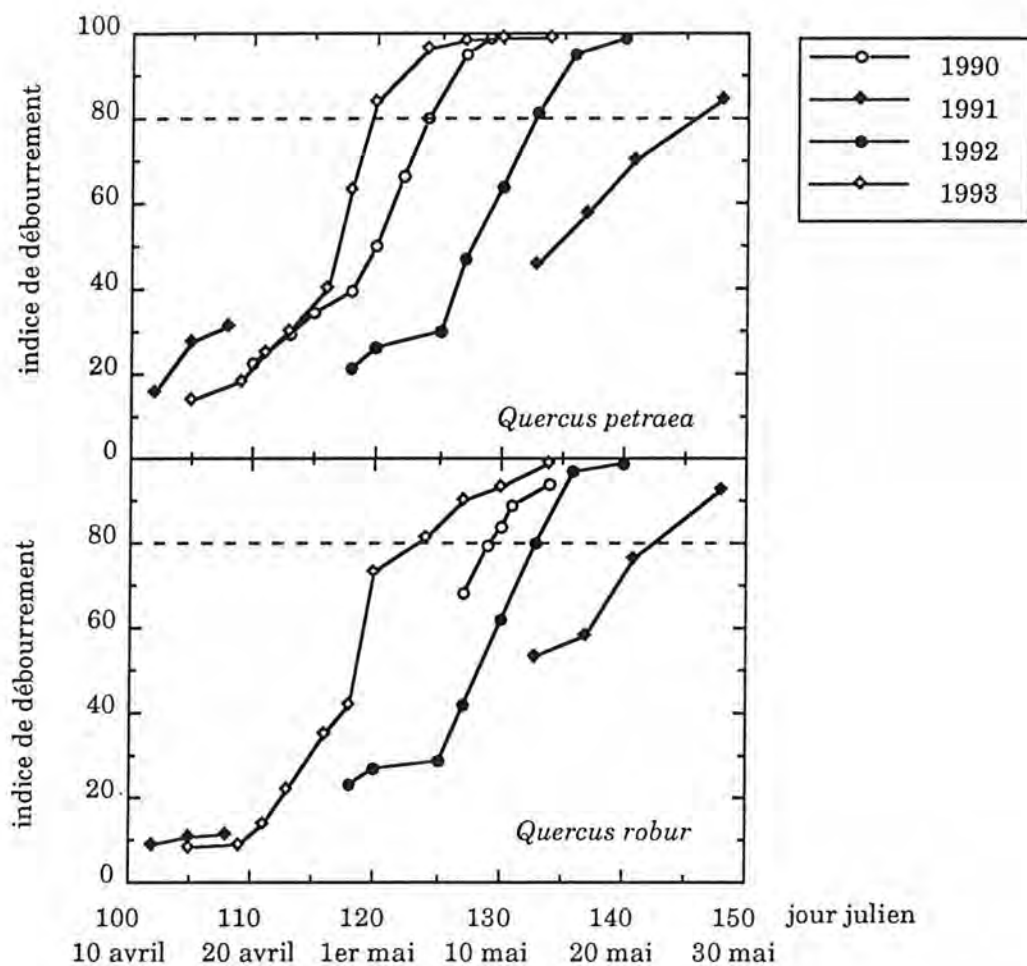


Figure 4a : Cinétiques moyennes de développement des bourgeons de chênes observées sur 10 arbres de chaque espèce. En 1991, les notations ont été interrompues après la gelée du jour 111.

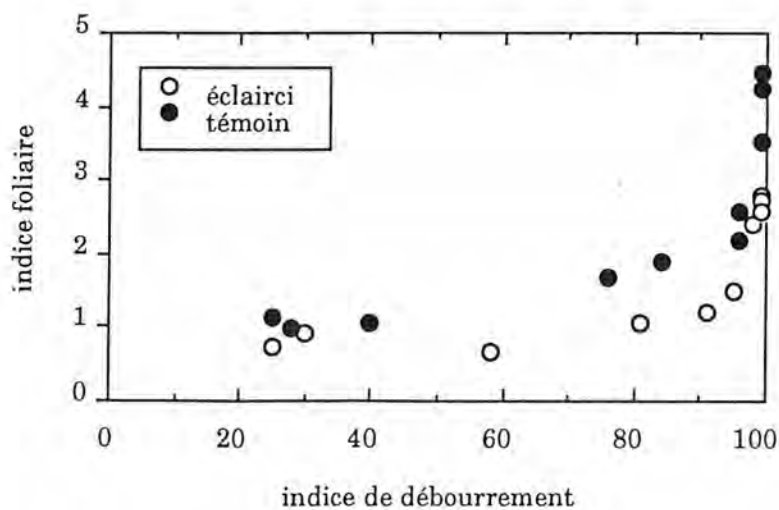


Figure 4b : Relation entre la mise en place de l'indice foliaire (Demon) et le développement des bourgeons

(1) - Ecophysiologie des chênes en conditions naturelles

(1.1) Phénologie

Nous donnons ici une place importante à nos observations de développement des bourgeons et de feuillaison, résultats non publiés et pourtant assez rares dans la littérature. Les incidents climatiques et biotiques susceptibles de perturber l'analyse du fonctionnement hydrique du peuplement sont également mentionnés.

Les cinétiques de développement des bourgeons ont été suivies quatre années sur les deux espèces de chênes. Au début du développement, le chêne pédonculé (**figure 4a**) accuse un retard par rapport au sessile d'une dizaine de jours. Cette légère avance du sessile par rapport au pédonculé est classique dans l'Est : Bartet (1891) indiquait un décalage de 5 à 15 jours entre ces deux espèces. L'inverse est observé dans l'Ouest de la France (Combs *et al.*, 1987, Savoie, 1982). Les derniers stades se succèdent plus rapidement chez le pédonculé que chez le sessile, ce qui se traduit par une date de feuillaison voisine pour les deux espèces. Les différences entre espèces que nous avons observées ne sont pas significatives, en raison de la forte variabilité individuelle. Lorsque la notation atteint 80%, la surface foliaire augmente de manière décelable par les mesures au Démon (**figure 4b**), ainsi que la transpiration (rapport T/ETP). Nous considérerons donc la date où est atteint ce seuil 80% comme date de début de feuillaison, pour comparer les courbes entre les saisons et entre traitements.

Le **tableau 6** résume par traitement et par année les dates de début de feuillaison. Les moyennes ont été calculées sans l'année 1991, perturbée par une gelée tardive le 21 avril 1991. Un écart de 10 à 13 jours est observé entre les différentes années. La température minimale sous abri enregistrée au poste météo d'Amance était de -4.2°C, suivi de 3 jours à températures minimales comprises entre -1.8 et 0°C. Le développement des bourgeons était particulièrement précoce cette année là (voir **figure 4a**), suite à un mois de mars et un début avril exceptionnellement chauds (température moyenne de 16,1°C pour une normale mensuelle de 13,3°C., Desjeunes, comm. pers.). A la date de la gelée, le chêne sessile était au stade B₁-B₂ (bourgeons gonflés à un peu éclatés) et a été plus sensiblement affecté par la gelée que le chêne pédonculé : ses bourgeons étaient à peine gonflés (stades B₀-B₁). Ce stade sensible au gel, correspondant au débourrement *sensu stricto* (libération des écailles), a également été observé sur résineux par Aussenac (1968). Cette plus grande sensibilité aux gelées de printemps du sessile, déjà rapportée par Pardé (1942), est la conséquence de son développement légèrement plus précoce. Le développement des bourgeons non gelés a été bloqué par les basses températures pendant 25 jours (jj 108 à 133) pendant lesquels les notations ont été stoppées. Le développement des bourgeons de remplacement a été totalement anarchique aussi bien entre les arbres qu'au sein d'un même houppier, voire d'une même branche, rendant les notations impossibles. L'ordre de débourrement entre pousses terminale et latérales et la

Année	Sessile témoin	Sessile éclairci	Pédonculé	Sec
1990	3 mai	-	8 mai	5 mai
(1991)	25 mai	-	(21 mai)	(24 mai)
1992	13 mai	7 mai	12 mai	16 mai
1993	30 avril	28 avril	4 mai	9 mai
Moyenne	jour julien 125 (5 mai)	jour julien 123 (3 mai)	jour julien 128 (8 mai)	jour julien 130 (10 mai)
Ecart-type	7 jours	6 jours	4 jours	6 jours

Tableau 6 : Date à laquelle les arbres échantillonnés ont atteint la note 80 de l'échelle de débournement. Cette date correspond au début de feuillaison (reprise de la transpiration). Les moyennes ne prennent pas en compte l'année 1991 perturbée par une gelée tardive (voir texte)

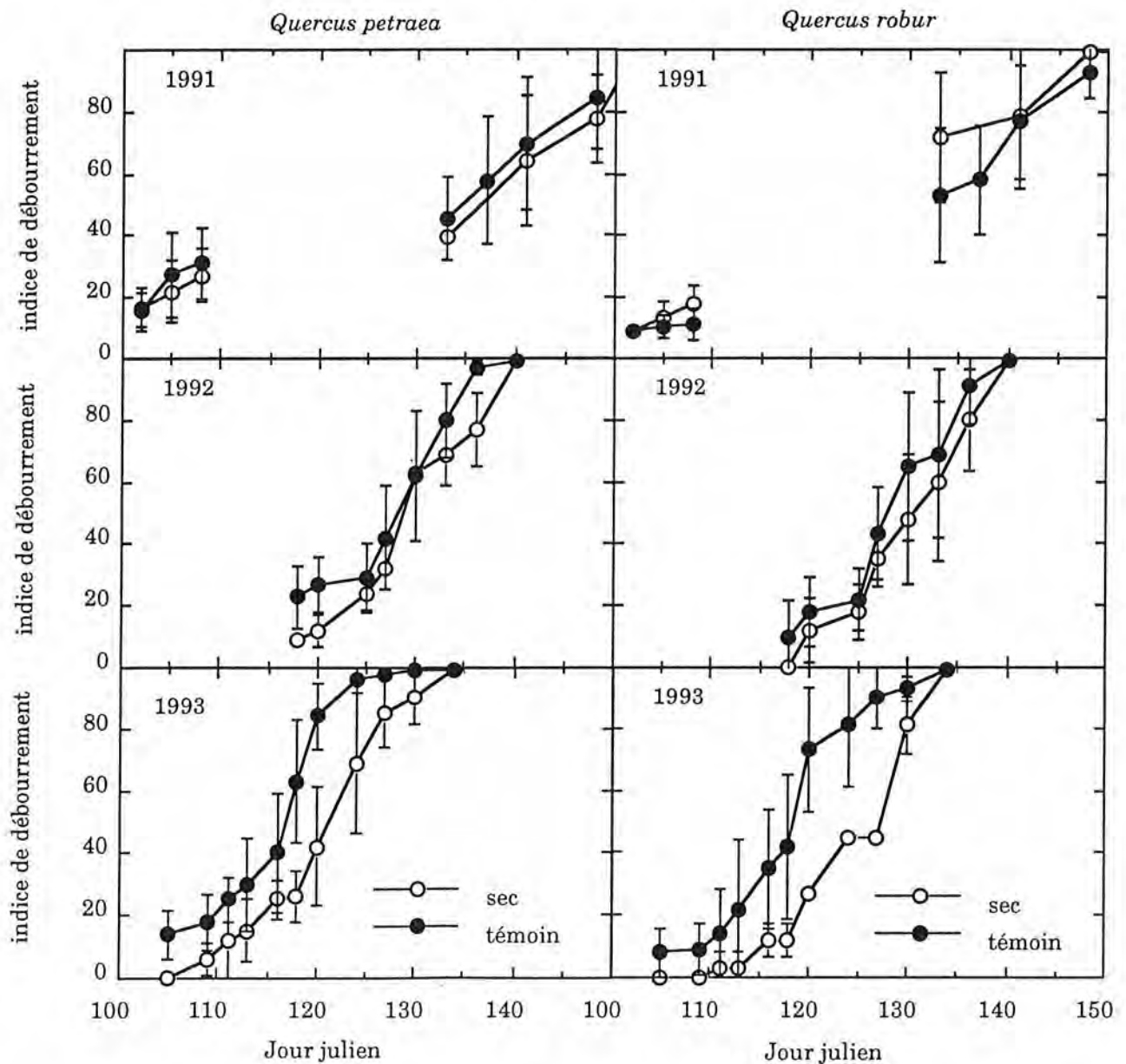


Figure 5 : Effet de sécheresses consécutives sur la phénologie du chêne sessile (*Quercus petraea*) et du chêne pédonculé (*Quercus robur*). En 1991, les notations ont été stoppées après la gelée du jour 111. Chaque point est une moyenne de 3 arbres dans le traitement sec et de 10 arbres dans le témoin pour chacune des deux espèces. Les barres sont les écart-types.

hiérarchisation des ramifications au sein de la couronne (Harmer, 1991) ont été perturbés. Le développement complet est intervenu 20 jours plus tard que les dates moyennes, différant d'autant la mise en place de l'indice foliaire et la reprise de la transpiration du peuplement. Enfin, la croissance rythmique a été affectée, puisque deux vagues de croissance seulement ont été observées, alors que trois vagues avaient été notées en 1990.

Les observations phénologiques réalisées sur les arbres du lysimètre ont mis en évidence des arrière-effets des sécheresses récurrentes sur le débourrement des deux espèces chênes, comparativement à des arbres témoins. Lors des trois printemps étudiés, la réserve hydrique du sol était identique et maximale dans les deux traitements, puisque le lysimètre a été ramené à la capacité au champ tous les hivers. Au printemps 1991 (année de la gelée tardive) (**figure 5**), les arbres de la cuve ont un passé climatique identique à celui des arbres témoins. Les chênes pédonculés de la cuve, ont présenté un retard au débourrement qui leur a permis d'échapper partiellement au dégât du gel. Un ralentissement de leur développement consécutif aux basses températures a toutefois été noté. En 1992, on note un retard des arbres de la cuve tout au long de la période de débourrement, retard non significatif (3 jours au stade 80%), sans doute lié à un arrière effet de la réduction d'assimilation et de croissance induite par la sécheresse de 1991. Au printemps 1993 après deux saisons de sécheresse successives, les arbres de la cuve ont présenté un retard de développement significatif (9 jours au stade 80%) par rapport aux témoins. Les différences entre espèces au sein de la cuve ont été plus importantes que les années précédentes. Les pédonculés sont apparus dès le début de saison plus affectés par les sécheresses consécutives. Ceci est à rapprocher de la réduction d'assimilation de carbone et de croissance très marquée de ces arbres en 1992.

L'ouverture du couvert par une éclaircie provoque classiquement une modification des gradients thermiques au niveau des couronnes (Aussenac *et al.*, 1982, Savoie 1982), suite à des modifications de distribution de l'éclairement, du rayonnement et de la vitesse du vent (Aussenac, 1987). Le rayonnement transmis au sol augmente, ainsi que la température du sol. Différents modèles de prédiction du débourrement d'espèces feuillues utilisent la photopériode et des sommes de température (Bidabe, 1967, Hari et Häkkinen, 1991, Hunter et Lechowicz, 1992), en particulier pour le chêne (Riedacker, 1968, Savoie 1982, Combs *et al.*, 1987, Nizinski et Saugier, 1988a). On pouvait donc s'attendre, *a priori*, à une différence de phénologie entre traitements témoin et éclairci. Au cours du premier printemps suivant l'éclaircie (1992) (**figure 6**), les arbres du traitement éclairci, et plus précisément les codominants éclaircis (**figure 7**), ont débourré significativement plus tôt (80% le 6 mai, j 126) que les arbres témoins (80% le 12 mai, jj 132), soit 6 jours de décalage. La différence entre traitements est apparue vers le jour 120, alors que la courbe des températures cumulées montrait une inflexion. Le développement des bourgeons en 1993 a été plus précoce (jj 105 contre jj 117 en 1992), et les différences entre traitements ne sont plus significatives. Ceci peut être attribué à des

Figure 6 : Effet de l'éclaircie sur la phénologie du chêne sessile. Moyennes et écart-types, 15 arbres éclaircis, 10 arbres témoins

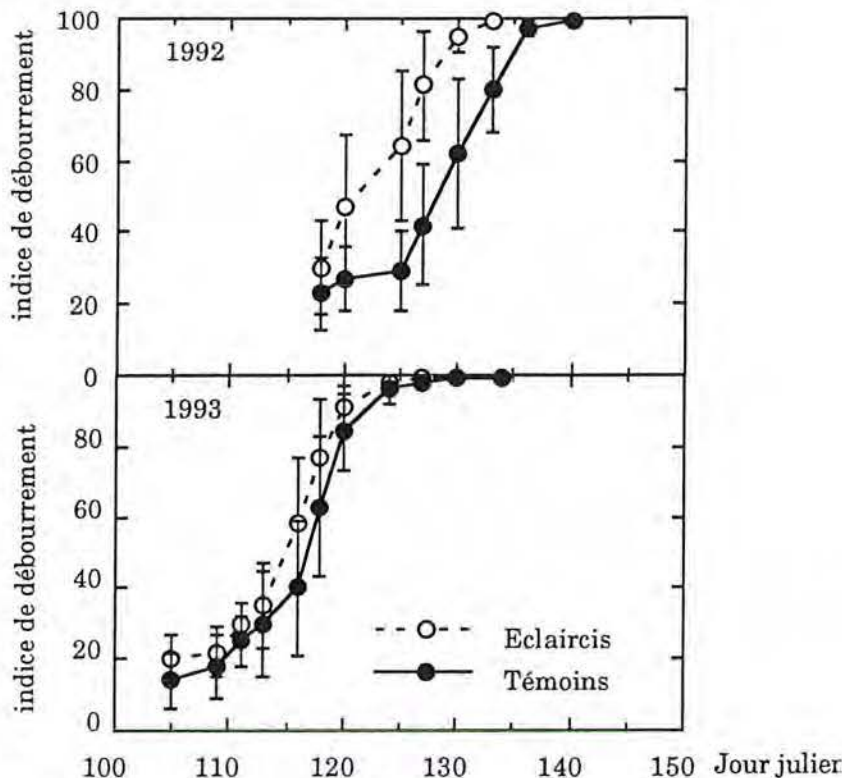
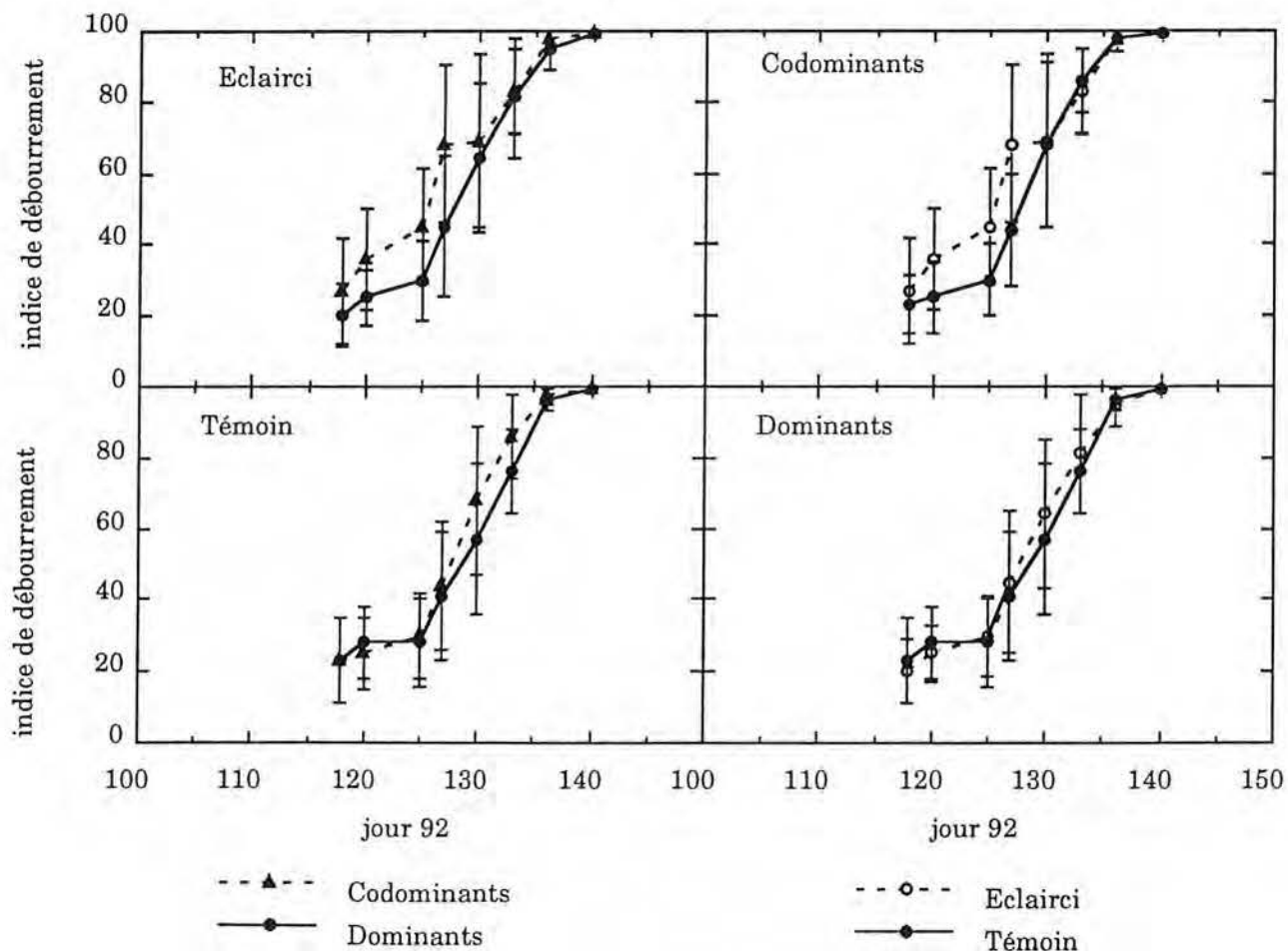


Figure 7 : Effet de la position du houppier dans le couvert (arbre dominant ou codominant) et de la structure du couvert (fermé : témoin, ouvert = éclairci) sur la cinétique de développement des bourgeons du chêne sessile.



températures moyennes supérieures (+2,6°C) aux normales saisonnières, températures suffisantes pour permettre un développement régulier des bourgeons y compris dans le traitement témoin.

Outre les incidents climatiques, divers dégâts biotiques peuvent affecter la mise en place ou la valeur maximale de l'indice foliaire. Nous avons "bénéficié" de deux exemples : des infections d'Oïdium (*Microsphaera alphitoides* Gril. et Maubl.) et des dégâts de Tordeuse verte (*Tortrix viridina* L.). Quelques observations non quantifiées ont été faites.

Les contaminations d'Oïdium (1989 et 1993) n'ont pas affecté les premières pousses mais systématiquement les pousses de seconde voire troisième vague de croissance. Ces deux années ont été caractérisées par un début d'été chaud et humide, apparemment propice au développement de l'inoculum latent du champignon. Au stade perchis, le chêne pédonculé est apparu nettement plus sensible que le chêne sessile. En 1993, les pédonculés de la cuve ont été particulièrement affectés, ainsi que les rejets issus des arbres ôtés en éclaircie. L'infection a entraîné un jaunissement puis dessèchement des feuilles, et par suite une réduction de surface foliaire efficace pour la transpiration. Des mesures de porométrie ont montré que la transpiration de feuilles contaminées pouvait être réduite de 70 à 90% par rapport aux feuilles saines (observation personnelle).

L'attaque de chenilles tordeuses sur la forêt (mai 1993) s'est manifestée par des destructions massives des bourgeons, simulant un retard de débourrement essentiellement sur les arbres les plus précoces (parcelles les plus âgées de la forêt, ouvertes en régénération, arbres de lisières). Ces arbres ont présenté une parfaite coïncidence de leur phénologie avec le cycle de développement de la tordeuse (stade sensible : B₃, début de décollement des écailles des bourgeons). Sur les arbres affectés, une seconde feuillaison s'est mise en place après disparition des chenilles, vers le 25 juin, date correspondant à la mise en place de la seconde vague de croissance sur les arbres sains. Les arbres de la parcelle étudiée ont présenté une phénologie moins bien synchronisée avec le développement des chenilles et ont été moins affectés : les dégâts se sont limités à des réductions partielles de la surface des feuilles, trouées ou mangées par l'apex. Cette défoliation s'est traduite dans la parcelle étudiée par une réduction d'indice foliaire de 0.5 (publication 3).

Ces observations ont permis de déterminer une date moyenne de début de feuillaison et de montrer que la variabilité inter-annuelle était plus importante que les différences interspécifiques. Nous avons de plus souligné l'incidence des gelées tardives et des attaques de chenilles sur la mise en place des feuilles. Tout ceci souligne la nécessité de longues séries d'observations pour entreprendre une modélisation de prévision de la date de feuillaison.

En fin de saison, un jaunissement général du couvert a été noté fin septembre (dès le 10 septembre lors de l'année sèche 1991). Les ramassages de litières ont permis de dater la chute

Année	début de feuillaison	chute de 50% LAI	période feuillée (durée en jours)
1989		25 oct (298)	
1990	3 mai (123)	31 oct (304)	181
1991	25 mai (145)	12 nov (316)	171
1992	13 mai (133)	3 nov (307)	174
1993	30 avril (120)	4 nov (308)	188
1992 (Eclairci)	7 mai (127)	5 nov (309)	182
1993 (Eclairci)	28 avril (118)	8 nov (312)	194
moyenne	8 mai (128)	4 nov (308)	182
écartype	10 jours	6 jours	9 jours
plus précoce	28 avril (118)	25 oct (298)	171
plus tardif	25 mai (145)	12 nov (316)	194
écart	27 jours	18 jours	23 jours

Tableau 7 : Durée en jours de la période feuillée comprise entre le début de feuillaison et la chute de 50% de l'indice foliaire. Les jours juliens correspondant à chaque date sont indiqués entre parenthèses.

Année	LAI litières	SAI Demon
1989	6.04	non mesuré
1990	5.56	non mesuré
1991	5.97	non mesuré
1992 Témoin	(4.91)	5.11
1993 Témoin	4.25	4.21
1992 Eclairci	(3.86)	3.29
1993 Eclairci	3.15	3.30

Tableau 8 : Indice foliaire maximal des peuplements témoin et éclairci mesuré par ramassage de litières et indice de surface (feuilles + troncs + branches) mesuré au Demon (voir annexe 3 pour le détail). Les chiffres entre parenthèses sont douteux, en raison d'une forte perturbation des collectes de feuilles par le vent, avec possibilité de mélange de litières entre traitements.

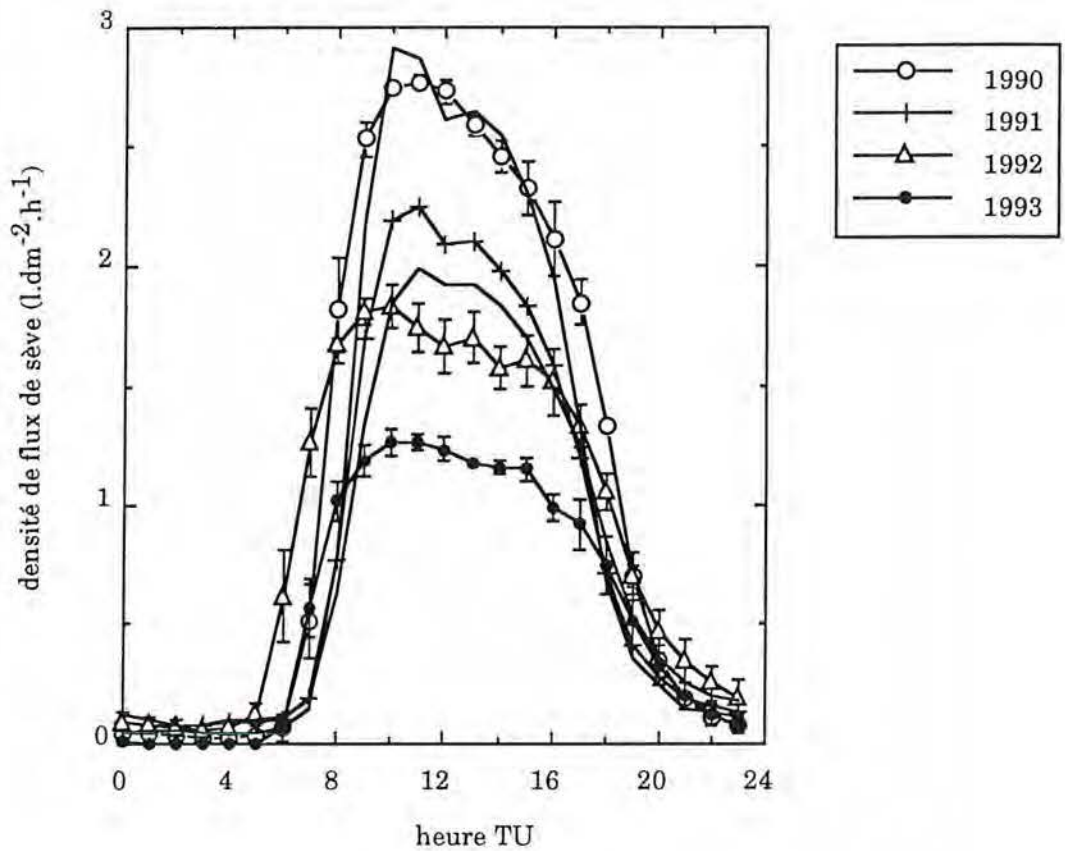


Figure 8 : Comparaison de cinétiques journalières moyennes de densité de flux de sève (df) de trois arbres codominants et dominants bien alimentés en eau dans le plateau dense, mesurées lors des différentes saisons au cours d'une belle journée (ETP comparable). Les barres sont les écarts-types ; pour la clarté du graphique, les courbes minimale et maximale (traits simples) ont été reportées en 1990, année au cours de laquelle la variabilité était importante.

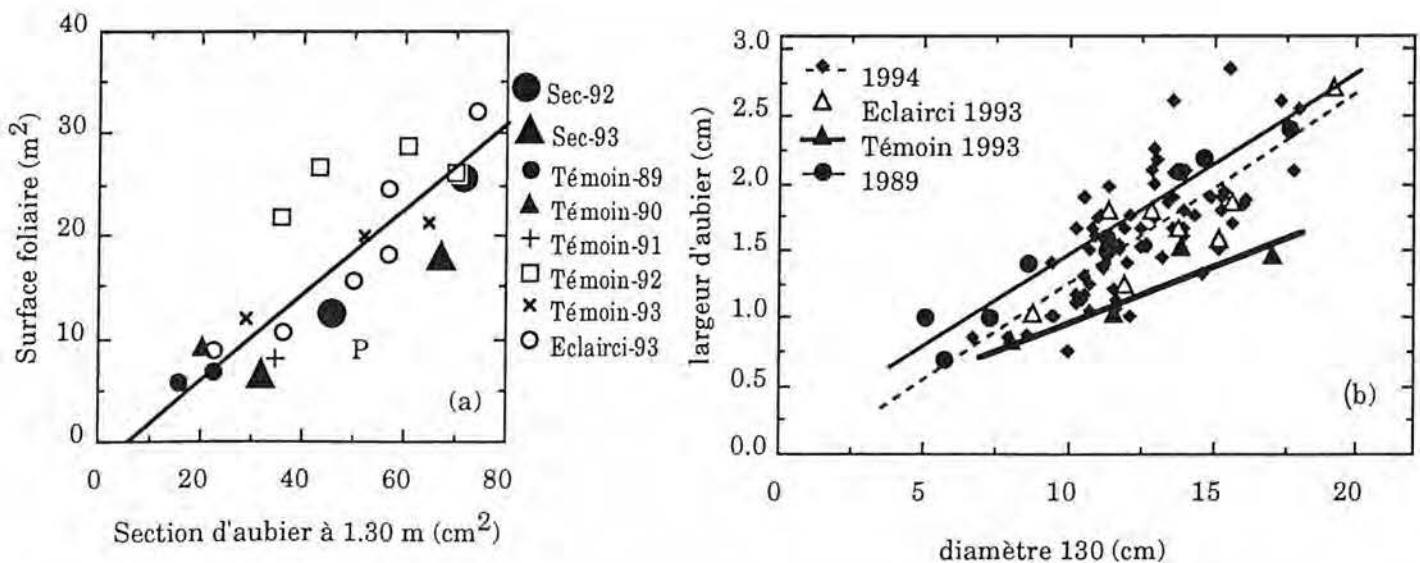


Figure 9 : (a) relation entre section d'aubier mesurée à 1.30 m sur rondelles ou carottes de sondage et surface foliaire totale (houppier + gourmands) mesurée par défoliation complète des arbres au cours des différentes saisons. (b) Comparaison des largeurs d'aubier mesurées sur carottes en fin de saison 89, 93 et 94 exprimées en fonction du diamètre sur écorce à 1.30 m. Chaque point est la moyenne de 2 carottes. La limite du bois d'aubier a été appréciée visuellement (couleur et thyllés).

de la moitié de l'indice foliaire au jour 307 (3 novembre) (voir annexe 4, figure 1), plus ou moins 9 jours selon les années. La durée de la période de feuillaison s'étale donc en moyenne du 5 mai au 3 novembre, soit une durée moyenne de 182 jours (**tableau 7**). Une différence non négligeable de 23 jours (soit 13% de la période) a été observée entre la période de feuillaison la plus courte et la plus longue en raison de la variabilité inter-annuelle des deux bornes.

L'indice foliaire est également sujet à une forte variabilité inter-annuelle, comme le montre le **tableau 8**. Les évolutions intra-annuelles d'indice foliaire seront discutées au cours de l'analyse de la transpiration du peuplement.

(1.2) Variabilité inter-arbre des densités de flux de sève

L'analyse écophysiological du comportement hydrique des arbres forestiers en conditions naturelles, qu'il s'agisse d'échanges hydriques en phase liquide (flux de sève) ou en phase vapeur (conductance stomatique), se trouve confrontée à l'hétérogénéité du milieu et aux fluctuations des conditions microclimatiques. La réponse à ces deux sources de variabilité est en partie une caractéristique propre à l'espèce, mais dépend également des individus ; cette variabilité intra-spécifique résulte essentiellement de la position de l'arbre dans le peuplement (statut social, surface foliaire) donc de l'espace vital dont il dispose tant au niveau de sa couronne (microclimat) que de son enracinement (accès à la réserve en eau). La méthode de mesure de flux de sève permet d'accéder à la variabilité individuelle aussi bien à l'échelle de la journée qu'à plus long terme, variabilité saisonnière et inter-annuelle.

Dans les placeaux denses à couvert fermé, nous avons montré à partir de cinétiques journalières (publication 1, *figure 2*) que la variabilité entre arbres des densités de flux de sève (df) était faible, aussi bien témoin que sec. Seuls, les arbres dominés présentent des df plus faibles. Les courbes de df sont bien corrélées avec l'ETP et généralement relativement symétriques par rapport à midi, la forte densité du peuplement imposant une exposition identique des couronnes, maximale à midi. Toutefois, lors de journées à fort déficit de saturation de l'air, nous avons observé une dépression de midi (Epron *et al.*, 1992), dépression également mentionnée par Weber et Gates (1990) sur *Quercus rubra* adulte ; ceci se traduit par des cinétiques de df atteignant leur maximum en fin de matinée.

Cette homogénéité de df entre arbres traduit une participation relative à leur surface d'aubier identique entre arbres dominants et codominants à la transpiration du peuplement (ramenée à unité de surface d'aubier). D'un point de vue pratique, cette contribution équivalente des arbres permet d'estimer la transpiration d'un placeau à partir d'un échantillon restreint d'arbres (4 à 5).

Indépendamment de tout phénomène de sécheresse, nous avons observé une diminution progressive des maxima de densités de flux de 1989 à 1993. A titre d'illustration de ce phénomène, nous avons superposé une cinétique moyenne typique de chaque saison (**figure 8**).

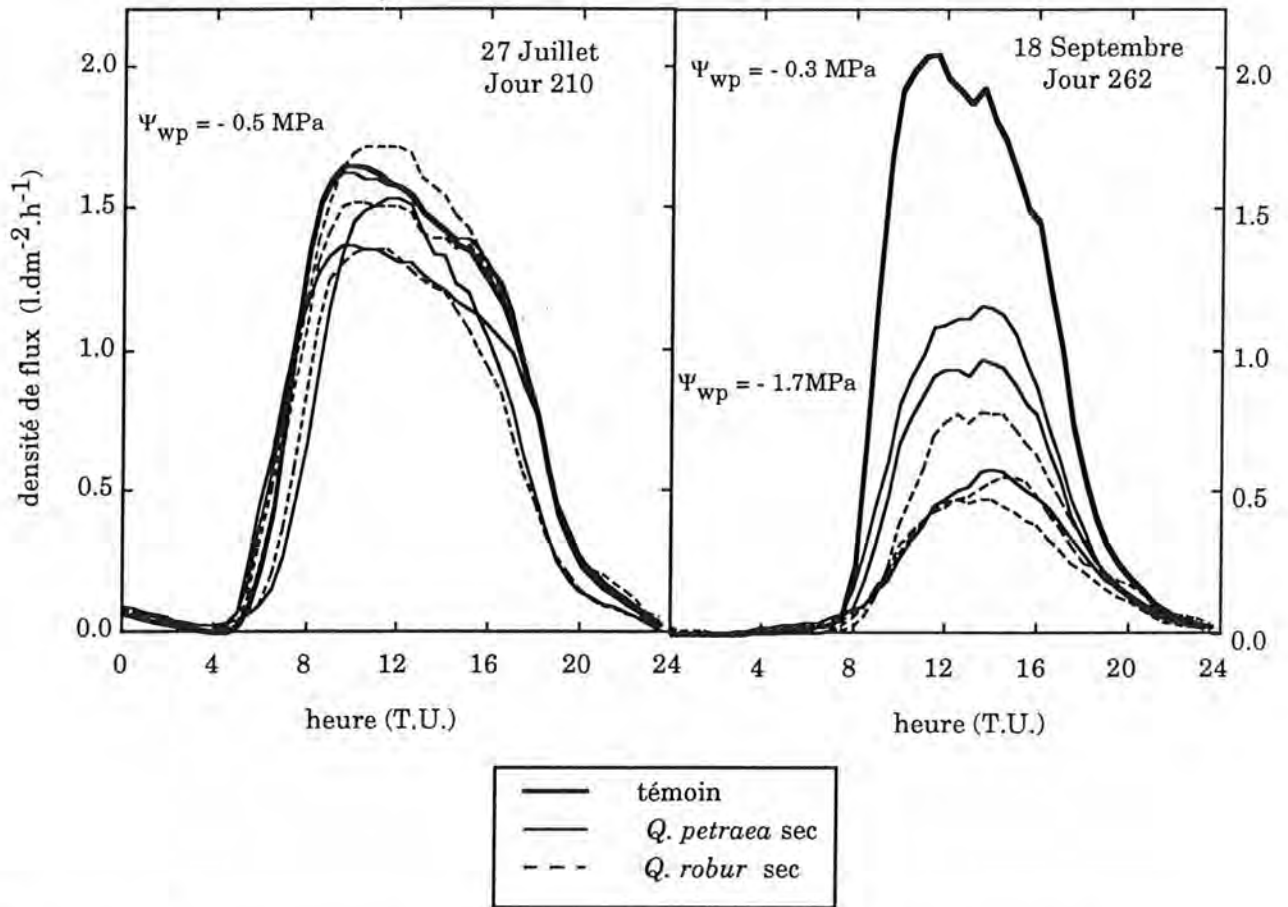
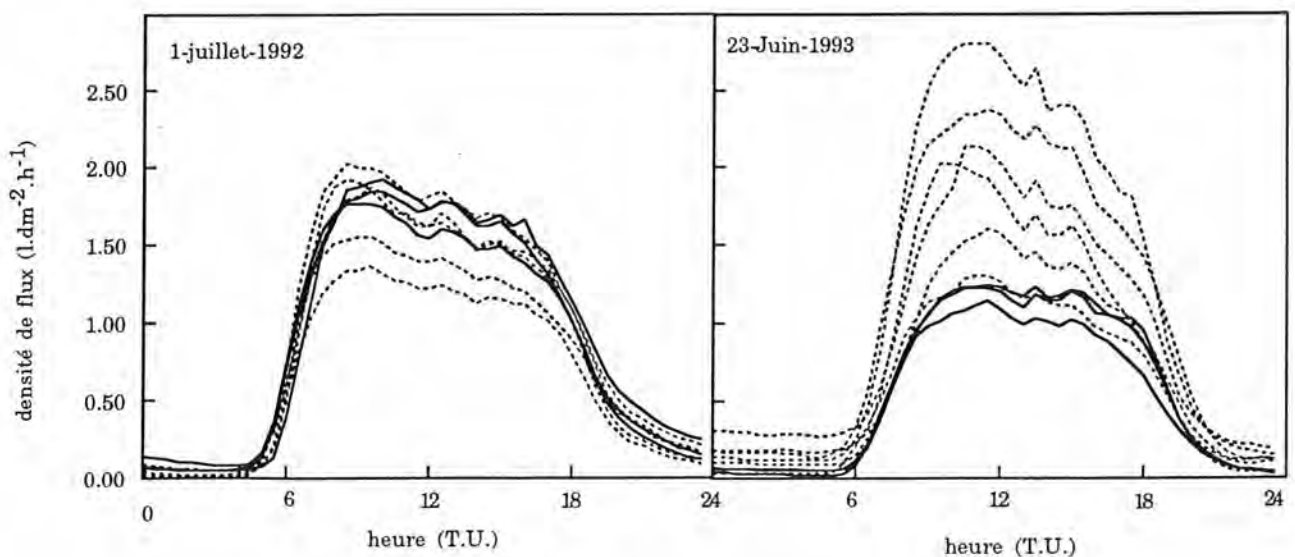


Figure 10 : (a) Variabilité inter-arbres des cinétiques de densité de flux de sève mesurées sur 3 chênes de chaque espèce dans le traitement sec et courbe moyenne pour 4 arbres du traitement témoin. Les niveaux de contrainte hydrique sont indiqués par le potentiel hydrique de base (Ψ_{wp}) pour chaque traitement. (Saison 1991) D'après Bréda *et al.*, 1993 (publication 2)



(b) Variabilité des cinétiques de densité de flux de sève d'arbres témoins (trait continu) et éclaircis (trait pointillé) mesurées au cours de la première (1992) et de la seconde (1993) saison de végétation après éclaircie. D'après Bréda *et al.*, 1994. (publication 3)

De nouveau la bonne homogénéité des flux entre les arbres étudiés chaque année apparaît (écarts-types réduits). L'analyse de la variabilité inter-annuelle des cinétiques de df montre une décroissance progressive des maxima de df , les df maximum passant de $2.8 \text{ l.dm}^{-2}\text{.h}^{-1}$ en 1990 à $1.2 \text{ l.dm}^{-2}\text{.h}^{-1}$ en 1993. Cette diminution des df apparaît dès 1991 sur certains arbres alors que d'autres ne semblent pas encore affectés. Ce phénomène pourrait s'expliquer par deux hypothèses : (1) une réduction du rapport SF/SA ; toutefois, la **figure 9a** ne permet pas de mettre en évidence de modification de la relation SF/SA des arbres témoins entre les différentes années ; (2) une réduction de largeur d'aubier, devenant inférieure à la longueur utile du fluxmètre (2 cm). Dans ces conditions, la densité de flux mesurée par les capteurs est sous-estimée, et correspond à une moyenne entre une zone où le flux de sève circule et une zone inactive. Les mesures de largeur d'aubier réalisées sur un grand nombre de carottes en 1994 tendent en effet à être inférieures à celles observées en 1989, et tout particulièrement pour les arbres témoins de 1993 (**figure 9b**). Dans le traitement témoin, la variabilité inter-annuelle de densité de flux apparaît donc plus grande que la variabilité inter-arbre.

Deux phénomènes augmentent la variabilité inter-arbre des df : la sécheresse et l'ouverture du couvert. Lors de la comparaison d'espèces, nous avons montré que les df du chêne pédonculé étaient plus affectées par la sécheresse que celle du chêne sessile (**figure 10a**), bien que leur niveau de contrainte hydrique (potentiel de base) ait été moins sévère (publication 2, *figure 1*). Aucune différence de régulation stomatique des pertes en eau n'ayant été mesurée entre les deux espèces au cours du dessèchement (publication 2, *figure 5*), les différences de df pourraient s'expliquer par un rapport surface foliaire / surface d'aubier (SF / SA) plus faible pour le pédonculé (malheureusement déterminé sur un chêne pédonculé seulement, **figure 9a**), pouvant résulter de sa position dominée par l'autre espèce. Lévy *et al.* (1992) ont d'ailleurs observé des largeurs d'aubier significativement plus faibles chez le chêne pédonculé que chez le sessile, en peuplement mélangé : dans notre étude, cette différence a été retrouvée. De même, une réduction de largeur d'aubier et surtout de surface foliaire a été observée sur les arbres secs en 1992 et 1993. Dans le cas de l'éclaircie (**figure 10b**), alors que tous les arbres présentaient des potentiels de base élevés et se trouvaient sur la même relation surface foliaire / surface d'aubier (**figure 9a**, publication 3, *figure 5*), nous avons dû faire intervenir la concurrence locale, en plus de la surface foliaire de l'arbre, pour expliquer la dispersion des df (publication 3, *figure 6*). Un indice de concurrence, prenant en compte l'indice foliaire de l'arbre et l'ouverture du couvert (par différence entre le LAI maximal de couvert fermé et l'indice foliaire local), explique mieux la variabilité des df que les indices de concurrence classiques, utilisant des mesures dendrométriques (diamètre et distance des voisins). L'éclaircie a de plus introduit une hétérogénéité dans l'éclairement des couronnes, se traduisant par des cinétiques journalières de df très asymétriques en raison de la proportionnalité des flux liquide (flux de sève) et vapeur (transpiration), largement gouvernés par l'énergie disponible au niveaux des couronnes.

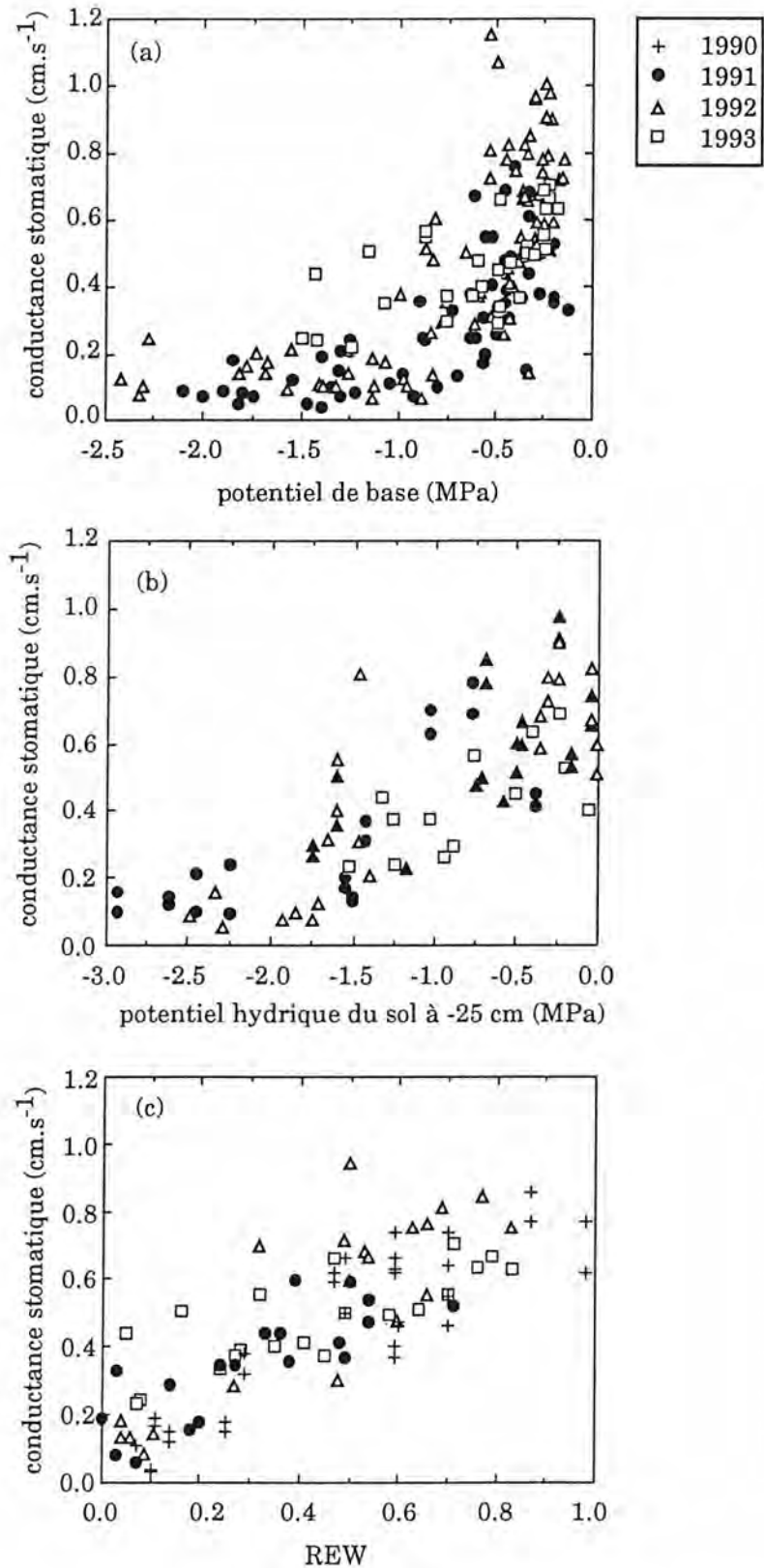


Figure 11: Evolution de la conductance stomatique mesurée à midi en fonction de différents indicateurs de l'état hydrique du sol :

- (a) potentiel hydrique de base
- (b) potentiel hydrique du sol mesuré à -25 cm de profondeur au voisinage de l'arbre
- (c) fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW) de 0 à 160 cm.

La variabilité inter-arbre des df , faible en conditions de couvert fermé et de bonne alimentation en eau, augmente donc (1) en conditions de sécheresse et (2) à l'ouverture du couvert. L'interprétation définitive de cette variabilité se heurte à la difficulté d'estimation de la surface foliaire par arbre et par année. Nous y reviendrons dans l'analyse de la transpiration à l'échelle du peuplement, échelle à laquelle cette information est plus facilement accessible (indice foliaire).

(1.3) Modifications des relations hydriques du chêne lors d'un dessèchement du sol

(a) Contrôle stomatique de la transpiration

Le suivi saisonnier de conductance stomatique avait été entrepris pour quantifier les seuils de sécheresses du sol induisant une régulation de la transpiration. La conductance stomatique mesurée à midi (g_s) montre une réduction forte (70%) et brutale (Ψ_{wp} entre -0.25 et -0.6 MPa) (**figure 11a**, publications 1, *figure 9b* et 2, *figure 5*). En dessous de ce seuil de -0.6 MPa, la conductance se stabilise autour de $0.15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ jusqu'à des potentiels de base de -2.5 MPa, sans différence significative entre espèces (publication 2, *figure 5*, Dreyer *et al.*, 1993). Vivin *et al.* (1993) observent en revanche une fermeture stomatique pratiquement complète à -1.8 MPa sur de jeunes plants soumis à un dessèchement rapide et ne notent aucune différence spécifique entre chênes sessile et pédonculé. Cette relation $g_s=f(\Psi_{wp})$ ne peut donc pas être généralisée, puisqu'une certaine plasticité de la réponse stomatique s'exprime au sein d'une même espèce de chêne selon l'âge, le sol, la vitesse de dessèchement ... Malgré la forte réduction de g_s aux forts dessèchements, les valeurs minimales de g_s observées sur arbres adultes ne sont pas nulles et permettent une transpiration et une assimilation significatives (publication 1, Epron *et al.*, 1992).

La brutalité de cette chute de g_s en fonction du potentiel hydrique de base masque la phase précoce de dessèchement du sol, qui se manifeste par une chute de potentiel hydrique du sol dans les horizons de surface. Le potentiel de base, qui reflète le potentiel du sol dans l'horizon le plus humide du système racinaire (publication 4, *figures 6 et 7*), ne reflète pas le début du dessèchement qui pourrait être capital dans l'induction de la fermeture stomatique. Le potentiel hydrique (ou l'humidité volumique) du sol mesuré dans l'horizon le plus sec à -25 cm permet en effet de mieux représenter cette phase critique du dessèchement au cours de laquelle la conductance stomatique est fortement réduite (**figure 11b**) ; la forte dispersion illustre la réponse des stomates aux facteurs climatiques, en particulier au déficit de saturation de l'air, réponse qui n'est pas prise en compte dans cette représentation. La diminution de g_s apparaît proportionnelle à la réduction du potentiel hydrique du sol jusqu'à ~ -1.5 MPa, seuil en dessous duquel g_s se stabilise à son minimum. Il semble donc que pour les chênes adultes en conditions naturelles, la conductance stomatique réponde bien au potentiel hydrique des

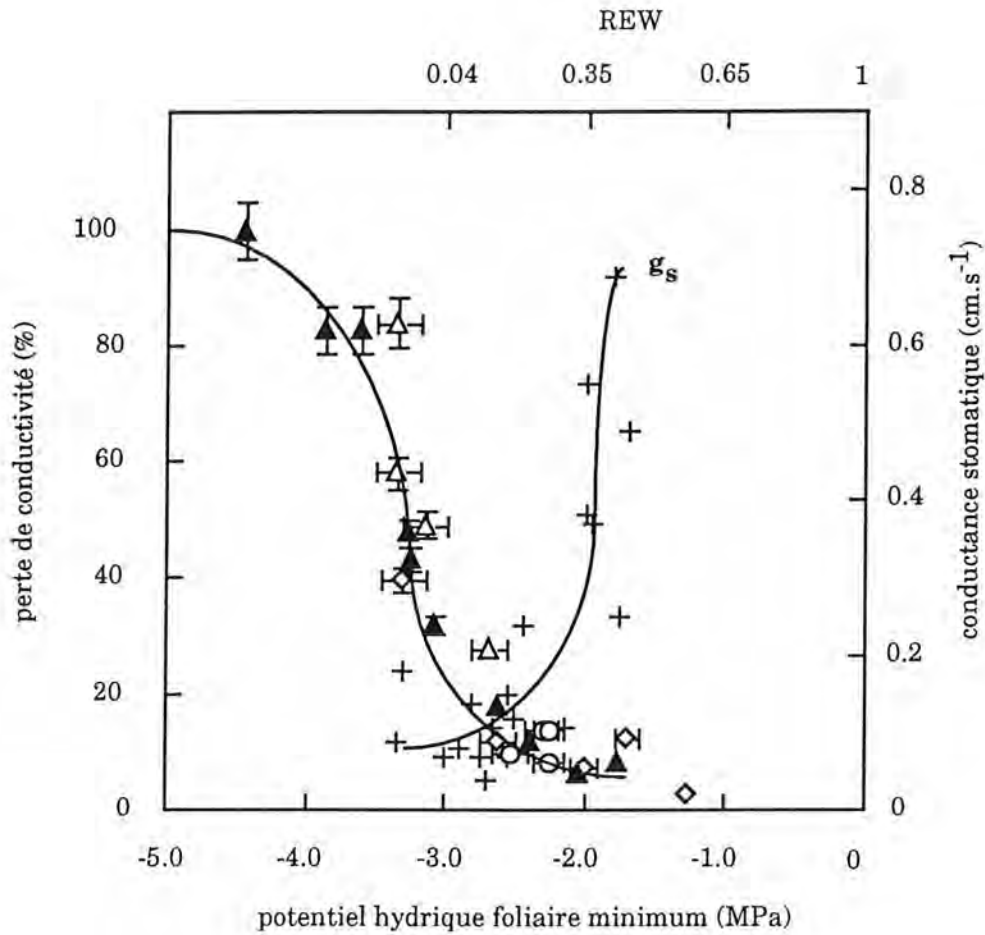


Figure 12 : Courbe de vulnérabilité à la cavitation de pétioles de chêne sessile établie au laboratoire (triangles noirs) (d'après Cochard *et al.*, 1992) et perte de conductivité observée au cours d'un dessèchement *in situ*. Chaque symbole représente un arbre, les symboles ouverts correspondent aux mesures de 1991, les barres sont les écarts-types. La conductance stomatique moyenne mesurée en milieu de journée (g_s) est également reportée en fonction du potentiel hydrique foliaire (croix). Les valeurs de fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW) mesurées simultanément à la sonde à neutrons sont reportées sur l'échelle du haut. D'après Bréda *et al.*, 1993, publication 2.

horizons de surface les plus secs. La conductance stomatique décroît aussi de façon linéaire avec la fraction disponible de la réserve hydrique de 0 à 160 cm (REW) dès le début du dessèchement (**figure 11c**). Comme le potentiel hydrique de base est insensible à une réduction de la fraction disponible de la réserve hydrique du sol de 60% (publication 4, *figure 9*), REW apparaît comme un paramètre plus pertinent tout au long du cycle de dessèchement et particulièrement dans le cas du chêne qui montre une régulation précoce. Les mesures directes de potentiel hydrique ou de fraction disponible de la réserve hydrique (REW) sont des indicateurs plus adaptés à l'analyse de la régulation stomatique que le potentiel de base ou que le potentiel minimum, en particulier en début de dessèchement.

Les corrélations entre ces paramètres caractéristiques de l'état hydrique du sol et la conductance stomatique n'impliquent pas forcément une relation causale. En effet, nos observations pourraient étayer l'hypothèse de Zhang et Davies (1990) selon laquelle le état hydrique du sol influencerait *gs* par activation de la synthèse d'un régulateur assurée par les racines de l'horizon le plus sec (Tardieu *et al.* 1993). Pourtant, l'évolution des concentrations en acide abscissique (ABA) extraites de sèves brutes de pousses terminales de nos chênes n'a pu être corrélée ni aux potentiels de base ni aux conductances stomatiques. Les [ABA] dosées par test ELISA après purification de la sève par HPLC sont restées faibles (10 à 150 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-3}$) tout au long de la saison 1992 malgré l'intensité de la sécheresse (Triboulot, 1992). De nouveaux dosages réalisés sur sèves extraites en 1993 (Pillot, 1994) n'ont pas montré d'augmentation des concentrations en ABA avec la sécheresse (Dreyer, comm. pers.). Le mode d'action du état hydrique du sol sur la conductance stomatique des chênes adultes reste inexpliqué, bien que l'hypothèse biochimique de production de signal racinaire soit remise en cause.

(b) Embolie en conditions naturelles

La régulation stomatique constitue également pour de nombreuses espèces une limitation permettant de maintenir la tension du xylème à un niveau juste inférieur au seuil de dysfonctionnement du xylème (Jones et Sutherland, 1991, Tyree et Ewers, 1991). L'embolie complète du xylème peut en effet être évitée en limitant la transpiration et donc la chute du potentiel foliaire, comme l'ont démontré par modélisation Tyree et Sperry (1988). Dans le cas des chênes étudiés, les courbes de vulnérabilité des pétioles montrent que le potentiel hydrique foliaire auquel apparaît une perte de conductivité par embolie de 50% est de -2.7 MPa pour *Q. robur* et -3.2 MPa pour *Q. petraea* (publication 6). Nous avons retrouvé ces valeurs lors des dessèchements progressifs *in situ* (**figure 12**, publication 2, *figure 7*), validant ainsi les courbes de vulnérabilité établies sur branches excisées rapidement desséchées (publication 6). Au plus fort du dessèchement, les potentiels minima des chênes sessiles atteignent des valeurs comprises entre -3.1 et -3.4 MPa et la perte de conductivité induite par l'embolie atteint 70 à 80%

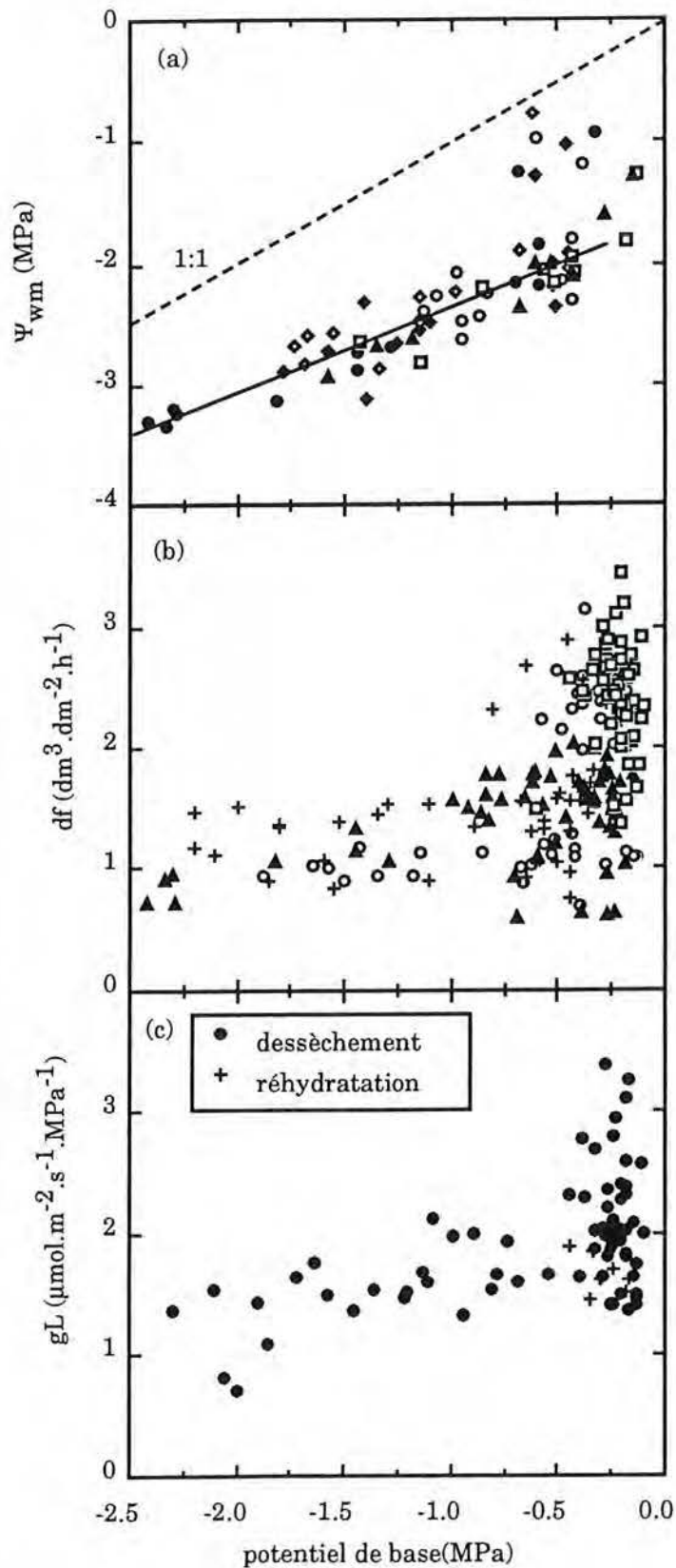


Figure 13 : Variation en fonction du potentiel hydrique de base (a) du potentiel hydrique minimum (Ψ_{wm}), (b) de la densité de flux de sève (df), (c) de la conductance hydraulique totale du sol jusqu'aux feuilles exprimée par unité de section d'aubier. Les figures regroupent les données de 1990 à 1993. Les symboles distinguent des arbres différents.

dans les pétioles (publication 2, *figure 6*). La conductance stomatique est alors minimale mais non nulle, voisine de 0.15 cm.s^{-1} (témoins bien alimentés en eau : 0.5 cm.s^{-1}). Les conductances stomatiques chutent brutalement autour de -2.5 MPa (*figure 11a*) pour les deux espèces. Les chênes peuvent donc s'accommoder d'une perte de conductivité hydraulique de 5 à 20% avant d'atteindre un état instable où l'embolie risque d'augmenter brutalement. La régulation stomatique contribue donc en partie au maintien du potentiel hydrique foliaire juste à la limite de ce seuil critique caractéristique de l'espèce, évitant ainsi une forte perte de conductivité par embolie. Dans l'exemple illustré ici (pétioles de chêne sessile), ce seuil se situe à -3.0 MPa et correspond à un REW pratiquement nul.

(c) Conductance hydraulique totale entre le sol et les feuilles

Le transfert d'eau depuis le sol jusqu'aux feuilles dépend du potentiel hydrique foliaire et de la conductance hydraulique totale entre le sol et les feuilles, le potentiel foliaire pouvant être considéré comme le moteur du mouvement d'eau. Le fonctionnement stomatique des chênes permet une réduction importante des pertes en eau et le maintien d'une transpiration faible mais non nulle lors de dessèchements marqués. L'établissement d'une sécheresse édaphique chez les chênes étudiés se traduit donc par une diminution de transpiration mais aussi une chute du potentiel minimum (Ψ_{wm}) progressive et un peu moins rapide que celle du potentiel de base (Ψ_{wp}) (publications 1 et 2) ; la différence de potentiels ($\Psi_{\text{wp}} - \Psi_{\text{wm}}$) reste élevée ($\Delta\Psi = 1.5$ à 2.0 MPa) au cours des différentes périodes de sécheresse (naturelles ou expérimentales, *figure 13a*). Les valeurs extrêmes de Ψ_{wm} mesurées atteignent en moyenne -3.2 MPa et ceci de manière notablement reproductible d'une année à l'autre, seuil permettant de maintenir la perte de conductivité par embolie en dessous de 50%. Toutefois, si les conditions de sécheresse extrêmes se prolongent, ce seuil peut être franchi. Nous avons par ailleurs mesuré des réductions significatives des densités de flux lors de déficits hydriques croissants (*figure 13b*), tant en valeurs journalières qu'en maximum en milieu de journée (§ ci-dessus et publications 1 et 2).

Les cinétiques journalières de potentiels hydriques et de densité de flux de sève (flux exprimé par unité de section conductrice) confirment la validité de l'analogie électrique pour quantifier la résistance au transfert de l'eau du sol aux feuilles chez le chêne (*figure 14a, b, c*, Bréda *et al.*, 1992, Aussenac *et al.*, 1993). Nous avons en particulier montré une faible dispersion des mesures autour de la régression $\Psi_{\text{w}} = \Psi_{\text{wp}} - (1/gL) * df$ pour les arbres secs, traduisant une mobilisation d'eau de réservoirs échangeurs d'eau insignifiante (capacitance arbre). Cette hystérésis négligeable rejoint les observations de Cermak *et al.* (1980) sur *Quercus robur* âgé d'une centaine d'années, et plus généralement sur d'autres espèces feuillues (frêne : Besnard et Carlier, 1990, pommier : Nadezhdina, 1992, érable : Foster, 1992). Cette faible dispersion des points (la régression passe par la valeur de potentiel minimum)

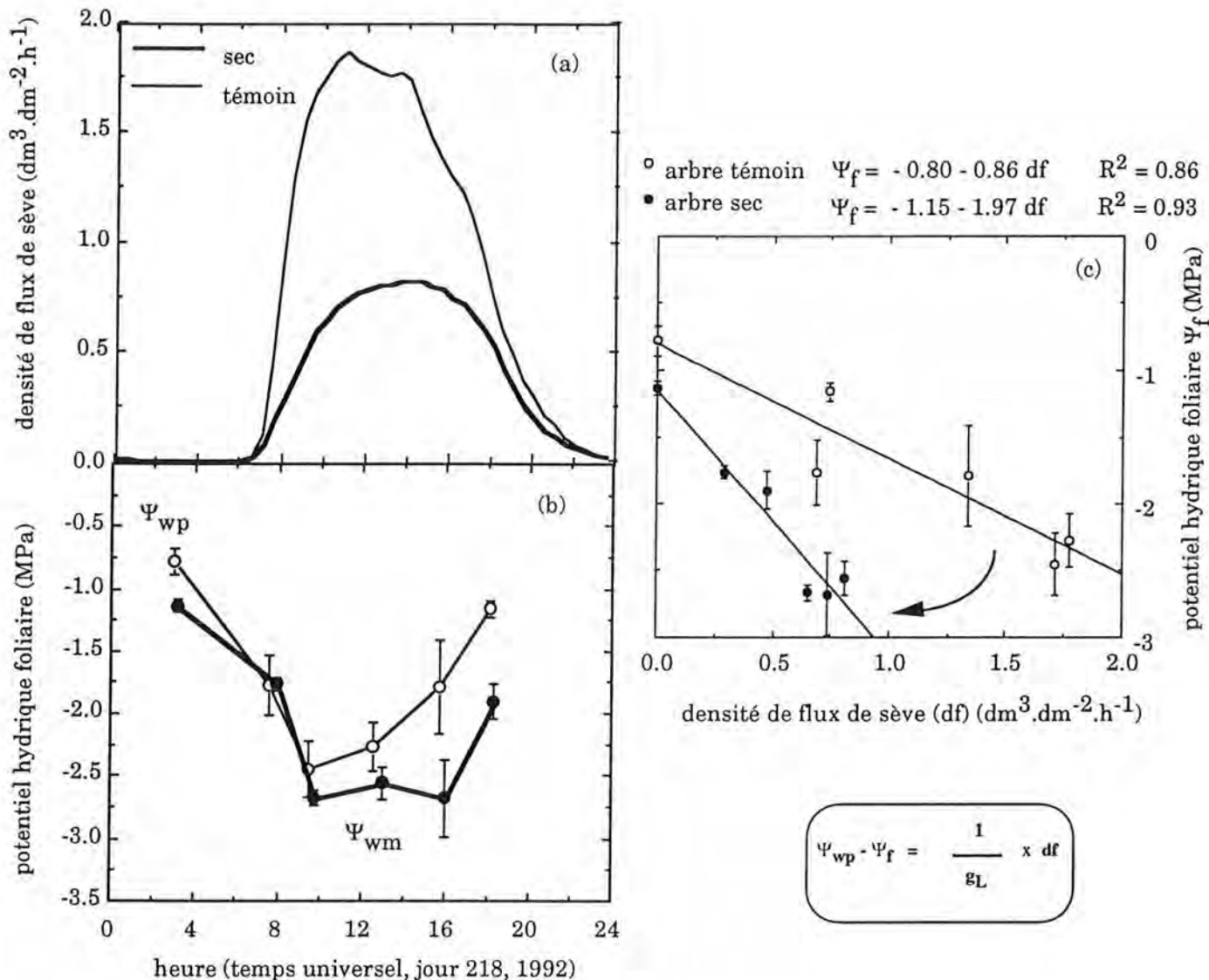


Figure 14 : Exemple de cinétique journalière de densité de flux de sève (a) et de potentiel hydrique foliaire (b) d'un arbre bien alimenté en eau (symboles ouverts) et d'un arbre soumis à un stress hydrique (symboles pleins). Les relations entre densité de flux et potentiels (moyenne de 5 feuilles et écart-type) pour ces mêmes arbres sont représentées figure (c).

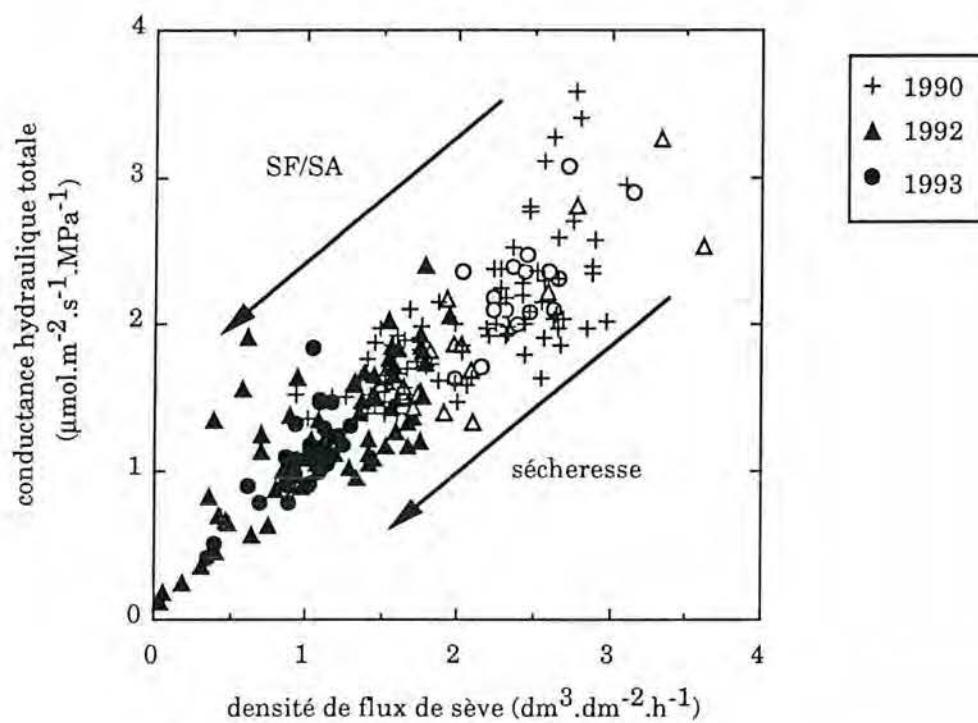


Figure 15 : Relation entre densité de flux de sève (df) et conductance hydraulique totale du sol jusqu'aux feuilles (gL) exprimée par unité de section d'aubier. Les données de 1990, 1992 et 1993 sont différenciées par les symboles. Les symboles ouverts représentent des arbres du traitement éclairci. Chaque point correspond à un arbre au cours d'une journée.

permet de calculer une conductance hydraulique à partir de la mesure des deux potentiels caractéristiques (Ψ_{wp} et Ψ_m) et la densité de flux de sève mesurée au moment du potentiel minimum. Nous avons vérifié que ces deux modes de calcul (cinétique journalière ou mesures en fin de nuit et à midi) fournissent des conductances hydrauliques statistiquement comparables (26 cinétiques, $r^2=0.84$). Pour un arbre sec, l'ordonnée à l'origine de la régression flux / potentiel, représentant le potentiel à flux nul (ou potentiel de base), est plus négatif et la pente de la régression augmente, ce qui exprime le fait que la conductance hydraulique entre le sol et la feuille diminue.

Ainsi, si l'on reporte les valeurs de gL mesurées au cours d'un dessèchement en fonction du potentiel hydrique de base (publication 1, *figure 8*, Aussenac *et al.*, 1993), on montre de façon classique une diminution de l'efficacité au transfert d'eau du sol aux feuilles (**figure 13c**). Dans le cas des chênes sessiles et pédonculés étudiés ici, cette diminution intervient au cours du cycle de dessèchement avant même que le potentiel de base ne soit affecté, comme cela a été observé par ailleurs avec d'autres espèces de chênes (voir la synthèse Dreyer *et al.*, 1993). La transpiration et le potentiel minimum varient peu pendant cette phase, alors que la conductivité hydraulique du sol, notamment au voisinage immédiat des racines chute brutalement dès que la teneur en eau commence à diminuer dans les horizons de surface (Barataud, 1993, Barataud *et al.*, 1994). C'est donc la chute de conductivité hydraulique du sol qui provoque la réduction initiale de la conductance hydraulique totale du sol jusqu'aux feuilles.

Lorsque le dessèchement du sol se poursuit ($\Psi_{wp} = -0.5$ à -2.5 MPa), la conductance hydraulique totale des arbres ne diminue plus que très progressivement. Le maintien d'un système racinaire avec beaucoup de racines fines actives au cours de la sécheresse soit par augmentation de la production soit par une bonne tolérance de ces racines fines au dessèchement, peut contribuer à une meilleure gL totale lorsque le sol est sec (Reich et Hinckley, 1989). Dans le cas de nos chênes, les prélèvements racinaires profonds effectivement observés au plus fort du stress hydrique (publication 4) sont cohérents avec les valeurs encore fortes de gL mesurées au-delà de -2.0 MPa. Cependant, l'apparition d'embolie dans le xylème des parties terminales (pétioles et petites branches) peut conduire à la mise "hors service" d'une partie de la surface foliaire. Ce phénomène est impliqué au plus fort du dessèchement, et conduit à la non récupération de la conductance hydraulique (**figure 13c**) et de la transpiration (publication 1, *figure 5*, Aussenac *et al.*, 1993) après réhydratation. Nos résultats permettent donc de vérifier les deux hypothèses couramment mentionnées pour expliquer les variations de gL avec la sécheresse (par exemple Reich et Hinckley, 1989 sur chênes, Yoon et Richter, 1991 sur différents arbres fruitiers).

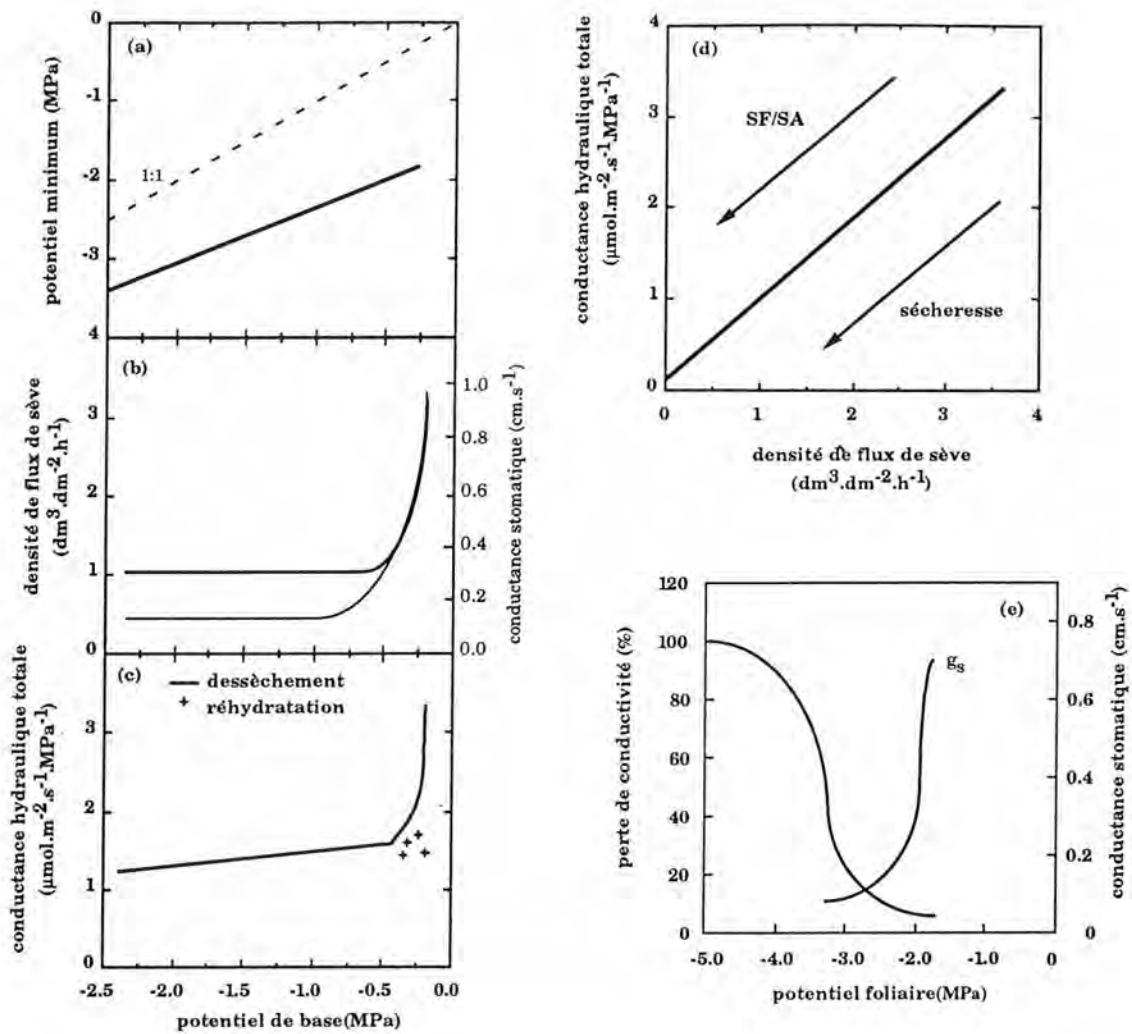


Figure 16 : Schéma global de fonctionnement hydrique du chêne adulte en conditions de sécheresse. La courbe de vulnérabilité représentée concerne le chêne sessile, les autres relations sont identiques pour les deux espèces de chêne. Se reporter au texte pour le commentaire.

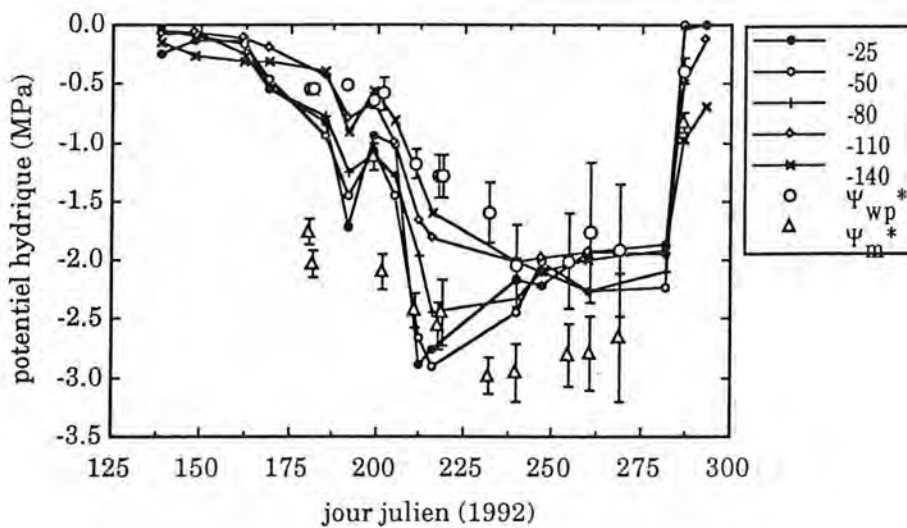


Figure 17 : Evolution du potentiel hydrique du sol à 5 profondeurs (indiquées en légende, en cm) mesuré au centre du lysimètre au cours de la saison 1992. Les potentiels de base (Ψ_{wp}) et minimum (Ψ_m) mesurés sur 6 arbres (moyenne et écart-type) ont été exprimés au niveau de la surface du sol. D'après Bréda *et al.*, 1994, publication 4.

Une relation positive entre la conductance hydraulique totale et le flux de transpiration résulte des observations précédentes, et traduit la réduction proportionnelle de ces deux paramètres (**figure 15**), conformément aux résultats de Reich et Hinckley (1989). Les résultats obtenus de 1990 à 1993 dans tous les traitements (sec, témoin et éclairci) s'alignent autour de cette régression df / gL : la réduction de gL et de transpiration peut résulter soit d'un dessèchement du sol (traitements secs) soit d'une modification de la relation surface foliaire / surface d'aubier (évolution des traitements témoin de 1990 à 1993 et éclairci).

A ce stade de notre travail, il est donc possible d'intégrer les différentes relations présentées dans un schéma global de fonctionnement hydrique du chêne adulte en conditions de sécheresse (**figure 16**), qui illustre sa bonne tolérance à la contrainte édaphique. Au cours d'un dessèchement, les relations hydriques du chêne montrent (1) le maintien d'une différence de potentiels hydriques élevée (**figure 16a**), (2) une réduction des flux vapeur et liquide (densité de flux de sève et conductance stomatique) (**figure 16b**) et (3) une réduction superposable de conductance hydraulique totale (**figure 16c**). Densité de flux et conductance hydraulique totale sont donc réduites proportionnellement (**figure 16d**). Les phénomènes d'embolie dans la perte de conductivité hydraulique totale ne sont impliqués qu'aux très forts dessèchements, puisqu'ils sont limités pendant la plus grande partie du cycle de dessèchement par la régulation stomatique (**figure 16e**). Cette approche globale du transfert d'eau depuis le sol jusqu'aux feuilles, qui d'une part assimile le potentiel de base au potentiel du sol et d'autre part inclut une résistance sol-racine, ne permet pas d'aller plus loin dans l'interprétation de la réduction précoce de conductance hydraulique totale.

(d) Interface sol-racine : liaisons potentiel hydrique sol / potentiel de base

Nous avons déjà montré les limites du potentiel de base pour représenter le état hydrique du sol, sur un profond (prospecté par les racines jusqu'à -2 m) et hétérogène (succession d'horizons à caractéristiques hydrodynamiques différentes), à partir de l'exemple de la relation $gs=f(\Psi_{wp})$. La même démonstration pourrait être faite à partir des relations $gL=f(\Psi_{wp})$ ou $df=f(\Psi_{wp})$. Une discussion des liaisons potentiel hydrique sol / potentiel de base s'impose donc.

L'analyse des évolutions saisonnières de potentiel hydrique du sol et potentiel hydrique de base montre une bonne corrélation entre le potentiel de base et le potentiel hydrique du sol de l'horizon -140 cm, qui est le plus humide (**figure 17**, publication 4, *figures 6 et 7*). Cette corrélation n'a toutefois pas de signification fonctionnelle, elle résulte seulement d'un processus physique d'équilibre de potentiels. Des gradients de potentiels hydriques entre les différents horizons colonisés par les racines s'établissent, gradients d'autant plus élevés que le dessèchement du sol s'intensifie ; ceux-ci résultent des prélèvements d'eau différentiels dans les horizons, dépendant de la densité racinaire et de la conductivité hydraulique du sol

(publication 4). Toutefois, ces gradients ne semblent pas introduire de biais significatif dans le calcul de gL , malgré l'hypothèse sous-jacente selon laquelle le potentiel hydrique de l'arbre en l'absence de flux hydrique est un indicateur intégré du potentiel hydrique du sol. Nous avons en effet vérifié que les conductances hydrauliques calculées avec le potentiel hydrique de base, le potentiel hydrique du sol (0 à 140 cm), moyen ou pondéré par la fonction de répartition des prélèvements par horizon, sont statistiquement comparables. Ceci tient vraisemblablement au mode de calcul de gL , où le potentiel du sol n'intervient que sous forme d'une différence.

Devant les limites de cette approche globale pour quantifier l'importance de la conductance (ou de la résistance) du transfert d'eau du sol à la racine, une modélisation mécaniste de ces transferts, a permis de déterminer l'évolution des potentiels dans le sol à l'échelle de la journée ou de la saison (Barataud, 1993). Il a ainsi été montré en régime de dessèchement que l'interface sol-racine pouvait devenir la zone résistive prépondérante, limitant les transferts hydriques. La résistance sol-racine devient supérieure à la résistance arbre dès que l'humidité du sol chute en dessous de 25% ou lorsque le potentiel hydrique du sol et de base atteint -0.6 MPa (Barataud *et al.*, 1994). Ce seuil de potentiel de base est précisément celui au-delà duquel la conductance hydraulique totale commence à diminuer progressivement. Dans nos conditions de sol et de climat, la résistance sol-racine devient facteur limitant des transferts d'eau vers la mi-juillet.

L'analyse et la modélisation des variations de conductance hydraulique totale au cours du dessèchement du sol a montré une contribution majeure de la conductance sur le trajet sol-racine, la conductance hydraulique arbre-feuille restant élevée tant que le système conducteur reste non embolisé (publication 1, Aussenac *et al.*, 1993). Dans le cas des chênes, notamment du sessile, celui-ci est assez peu vulnérable à la cavitation et reste fonctionnel jusqu'à des niveaux de dessèchement du sol sévères. Il apparaît donc que des mécanismes physiques plus que biologiques soient limitants dans ces processus de transferts hydriques entre sol et racines.

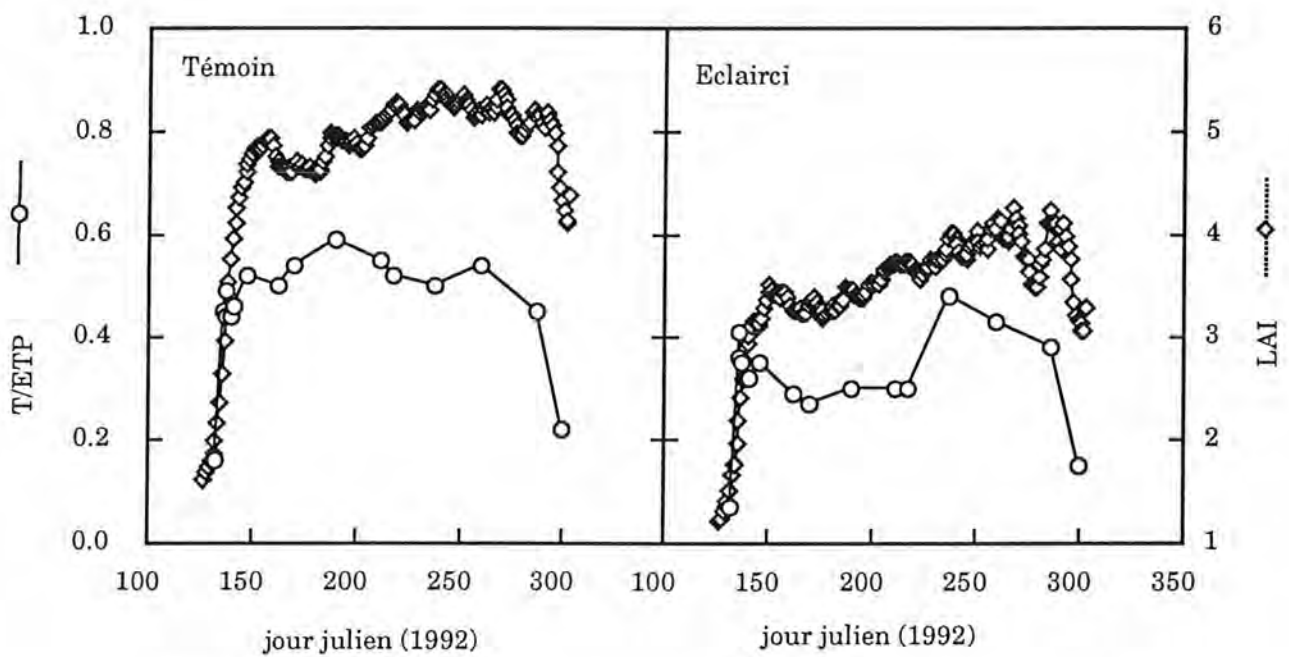


Figure 18 : Evolution intra-annuelle de l'indice foliaire (LAI) calculé à partir de mesures d'interception du rayonnement global et de la transpiration mesurée par flux de sève (T/ETP) dans deux parcelles de chêne sessile de densités différentes. Le creux de LAI observé en fin de saison dans le traitement éclairci résulte d'un artéfact de mesure du rayonnement lors d'une période de temps couvert.

(2) - Rôle des modifications du couvert et de la sécheresse sur la transpiration et la croissance du peuplement

(2.1) Variations intra-annuelles

Les fluctuations saisonnières de la transpiration d'un peuplement de feuillus sont étroitement liées d'une part au développement phénologique du couvert et d'autre part aux contraintes climatiques (Saugier et Katerji, 1991). Pour analyser la contribution respective des effets phénologiques et édaphiques sur la transpiration du peuplement, l'utilisation du rapport T/ETP permet de s'affranchir des variations climatiques, aussi bien au pas de temps journalier que sur des périodes cumulées de plusieurs jours. Toutefois, la tendance des variations saisonnières et les fluctuations journalières de l'ETP (voir par exemple les évolutions 1990 et 1991 présentées dans la publication 1, *figure 1*) ne doivent pas être perdues de vue lors de l'interprétation du rapport T/ETP : les valeurs faibles d'ETP lors de journées pluvieuses ou à l'automne provoquent une augmentation artificielle du rapport T/ETP, sans signification sur la transpiration.

La relation entre les valeurs journalières moyennes de transpiration et l'ETP montre une partie linéaire pour des ETP inférieures à 4 mm.jour^{-1} puis devient curvilinéaire lorsque les ETP augmentent : le déficit de saturation de l'air devient alors élevé et prépondérant, provoquant une fermeture stomatique et par suite une diminution de transpiration (publication 1, *figure 3*). Lorsque nous utiliserons par la suite la pente de cette régression linéaire $T=f(\text{ETP})$ comme critère de comparaison entre traitements, elle sera toujours déterminée pour des ETP inférieures à 4 mm.jour^{-1} .

L'effet de la dynamique saisonnière de LAI sur la transpiration (T/ETP) est illustré sur la **figure 18** par l'exemple de l'année 1992, relativement humide où le déficit hydrique estival avait été modéré en intensité (potentiel de base au plus sec compris entre -0.3 et -0.8 MPa, publication 2, *figure 1c*, et publication 3, *figure 3*) bien que sa durée ait été d'un mois environ (j210 à 240). La superposition des dynamiques saisonnières d'indice foliaire et du rapport T/ETP montre un synchronisme remarquable entre la transpiration et l'indice foliaire, surtout pendant ses phases d'évolution rapide (printemps et automne) au cours desquelles la disponibilité en eau dans le sol est élevée. Cette relation a été observée de 1990 à 1993. La reprise de transpiration, décelable par les fluxmètres, a lieu au cours de la première quinzaine de mai, c'est-à-dire dès que commence l'expansion foliaire (stade phénologique B₄-B₃). C'est d'ailleurs ainsi que nous avons défini une date de débourrement effectif pour la transpiration. La transpiration augmente progressivement jusqu'à développement d'un palier de LAI correspondant à la première vague de croissance. La comparaison entre traitements éclairci et témoin, présentant une différence de LAI maximum de 1.0 (**tableau 8**, publication 3), montre

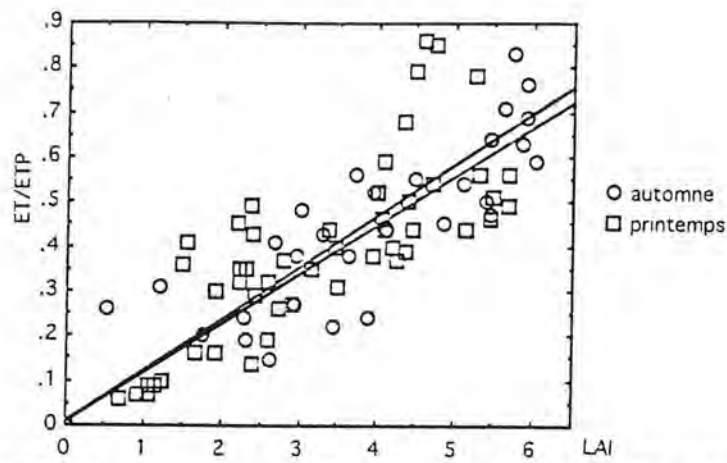


Figure 19 : Relation entre le rapport T/ETP et l'indice foliaire (LAI) établie au pas de temps hebdomadaire au cours des saisons 1989 à 1993. Les mesures réalisées pendant la phase d'augmentation du LAI (printemps) et de diminution du LAI (automne) ont été distinguées.

Printemps : $T/ETP = 0.115 * LAI$ $r^2 = 0.84$ $n=83$

Automne : $T/ETP = 0.110 * LAI$ $r^2 = 0.91$ $n=55$

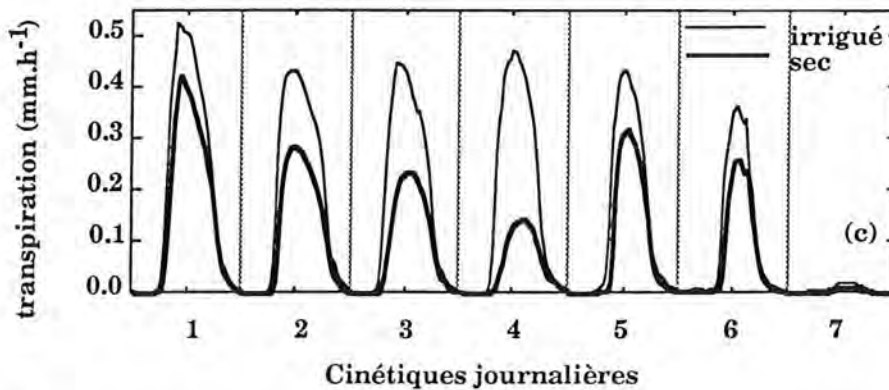
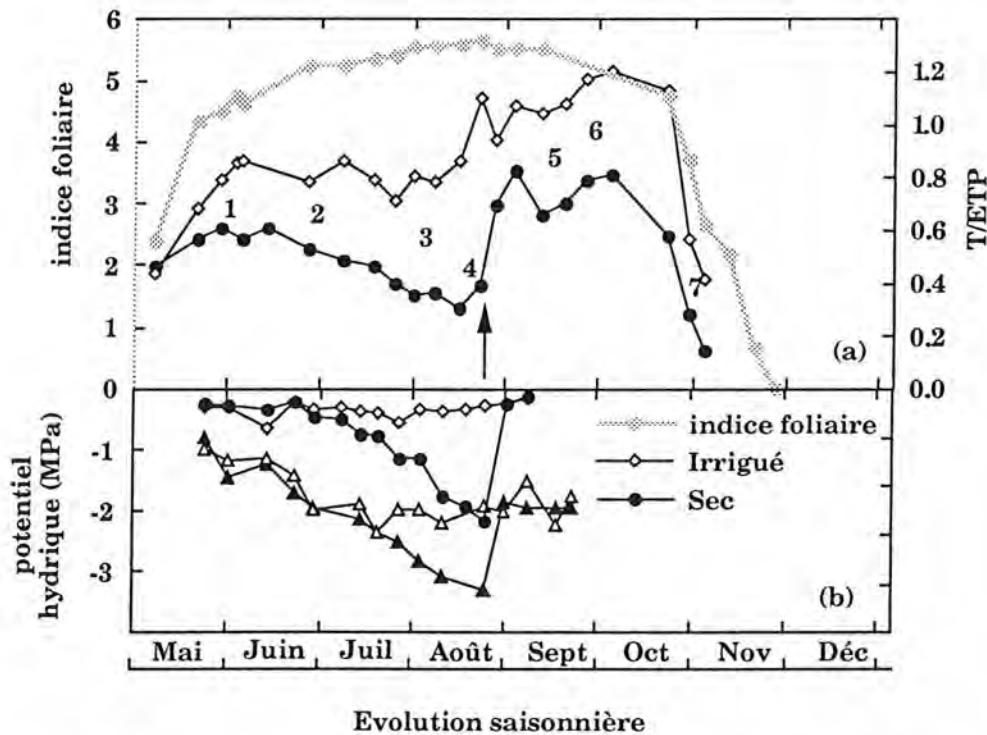


Figure 20 : (a) Evolution saisonnière de l'indice foliaire (LAI) et de la transpiration (T/ETP) d'un plateau bien alimenté en eau (irrigué) et d'un plateau sec. (2) Les niveaux de contrainte hydrique sont indiqués par le potentiel hydrique de base moyen de chaque traitement. Les triangles représentent le potentiel foliaire moyen à midi pour chaque plateau. Le témoin a été irrigué le jour 218 et le traitement sec le jour 235 (flèche) (année 1990). (c) Exemples de cinétiques de transpiration moyenne pour 7 journées choisies au cours de l'évolution saisonnière (a).

des niveaux de T/ETP différents, ainsi qu'une augmentation de transpiration du peuplement éclairci en fin de saison, qui s'accompagne d'une augmentation d'indice foliaire (seconde vague de croissance). En effet, la dynamique d'indice foliaire se poursuit tout au long de la saison et reflète la croissance polycyclique du chêne. La seconde vague de croissance apparaît généralement entre fin juin et mi-juillet (pousse de la Saint-Jean), mais le développement des secondes pousses n'est pas synchrone entre arbres, ce qui se traduit par une augmentation régulière de LAI. Une troisième vague de croissance en août a parfois été observée, en 1989 et 1992 dans le traitement éclairci. Toutefois, la forte variabilité inter-arbres de cette croissance rythmique rend la datation précise de l'apparition des vagues de croissance successives impossible. L'indice foliaire maximum n'est donc atteint qu'en fin de saison. L'importance de la croissance polycyclique du chêne a surtout été étudiée sur de jeunes plants ou sur des rejets de souches (Champagnat *et al.*, 1986 Masarovicova, 1988). Bien que l'expression de ce polycyclisme tende à diminuer avec l'âge (Lavarenne-Allary, 1965, Longman et Coutts, 1974), nos observations montrent qu'au stade haut perchis et dans nos conditions pédoclimatiques, cette rythmicité et son influence sur l'indice foliaire du peuplement sont encore significatives. La fréquence de secondes pousses diminue voire même s'annule avec la sécheresse. L'augmentation de transpiration qui accompagne cette augmentation d'indice foliaire n'est pas proportionnelle, parce que ces feuilles apparaissent à une période de forte ETP pendant laquelle la régulation de la transpiration est importante et en raison des conductances stomatiques plus faibles des jeunes feuilles (Turner et Heichel, 1977, Turner, 1991). La diminution de la transpiration à l'automne précède la chute des feuilles, et accompagne le jaunissement (observé en moyenne à partir du 15 septembre).

A partir de ces évolutions saisonnières de LAI et du rapport T/ETP mesurées simultanément à un pas de temps hebdomadaire, une relation $T/ETP=f(LAI)$ a été établie sur les données de 1989 à 1993. Deux régressions linéaires passant par l'origine ont été calculées l'une au cours du printemps et de l'automne (**figure 19**) mais ne diffèrent pas significativement. La validité de cette régression $T/ETP=f(LAI)$ reste limitée à des phases d'augmentation ou de diminution d'indice foliaire. Il est clair que cette relation, établie pour des LAI faibles sur des feuilles non mures ou sénescentes, ne peut être extrapolée à des peuplements dont le LAI maximum serait de 2 ou 3 sans risquer de sous-estimer le rapport T/ETP.

Comme nous avons pu le montrer à l'échelle de l'arbre, lorsque l'indice foliaire ne varie pas, le régime hydrique (pluies, irrigation, déficit hydrique) induit des variations de transpiration du peuplement (T/ETP). Ceci est illustré par l'exemple de 1990 (**figure 20**). Le détail de l'évolution saisonnière de cette saison (potentiels hydriques, ETP, Tsec et T témoin) est présenté dans la publication 1 (*figure 1*). Le rapport T/ETP du témoin, après l'augmentation printanière déjà décrite, se stabilise autour de 0.8, valeur élevée traduisant la bonne disponibilité en eau du sol. Les potentiels de base restent d'ailleurs élevés tout au long de

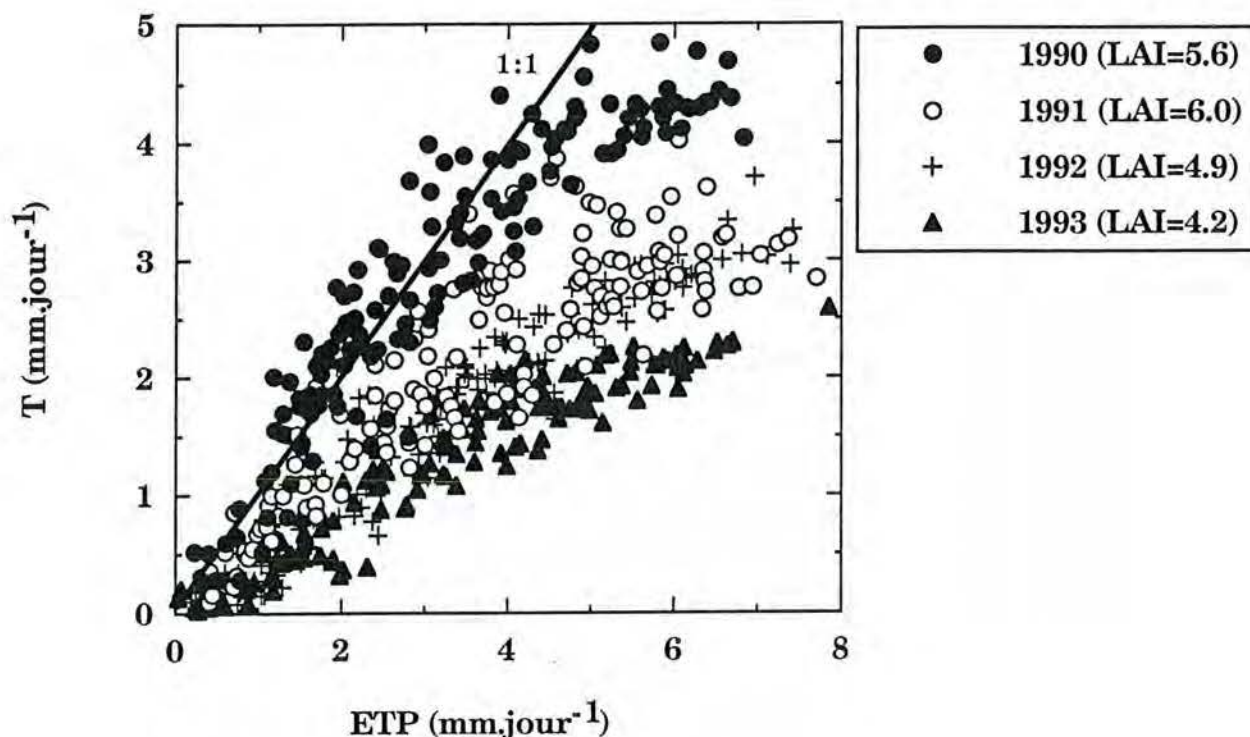


Figure 21 : Evolution inter-annuelle des valeurs journalières moyennes de transpiration (T) exprimées en fonction de l'ETP. Chaque point représente une journée pendant la phase d'indice foliaire maximum (LAI, fin de la première vague de croissance). Les arbres ont été irrigués en 1990. L'indice foliaire maximal (LAI) mesuré par ramassage de litières est indiqué en légende pour chaque année.

Traitement	Année	LAI	T/ETP	T/LAI
Témoin	1990	5.56	0.89	0.64
	1991(sec)	5.97	0.65	0.43
	1992	4.91	0.50	0.45
	1993	4.50	0.43	0.38
Eclairci	1992	3.29	0.38	0.44
	1993	3.30	0.48	0.65

Tableau 9 : Comparaison inter-annuelle de l'indice foliaire maximum (LAI), des pentes des relations entre transpiration moyenne journalière et ETP (pour $ETP \leq 4$ $mm.j^{-1}$, T/ETP), de la transpiration moyenne par unité de surface foliaire (T/LAI, $mm.j^{-1}.m^{-2}$).

cette période. Toutefois, un arrosage de 20 mm (j218) permet d'augmenter la transpiration et d'atteindre une transpiration maximale ($T/ETP=1$). La transpiration du plateau sec était en revanche limitée dès le début de la saison et le rapport T/ETP déclinait régulièrement jusqu'à 0.3. Là encore, l'arrosage du jour 235, bien que ne reconstituant que partiellement la réserve hydrique du sol, provoque une reprise de la transpiration. Un autre exemple de diminution de transpiration au cours de la sécheresse 1991 est présenté pour les deux espèces de chêne étudiées dans la publication 2 (*figure 3*). Les pentes des relations $T=f(ETP)$ (dans la partie linéaire de la relation, soit pour des $ETP < 4$ mm) dans le traitement sec pour le sessile et le pédonculé sont respectivement de 0.43 et 0.38. Dans le plateau témoin, ces valeurs sont significativement plus élevées (0.71 pour le sessile et 0.66 pour le pédonculé). La réduction du rapport T/ETP par la sécheresse est pratiquement identique entre les deux espèces (39% chez le sessile et 42% chez le pédonculé). Dans les deux traitements (sec et témoin), les différences significatives de ces pentes entre espèces sont vraisemblablement dues à des indices foliaires plus faibles chez le pédonculé. Rappelons que le mélange pied-à-pied des espèces ne permettait pas de les distinguer lors des mesures de LAI, mais que la position des pédonculés dans le couvert étudié était inférieure à celle des sessiles.

(2.2) Variations inter-annuelles

Les deux exemples de dynamiques annuelles du rapport T/ETP (*figures 18 et 20*) ont montré une différence importante du maximum atteint par ce rapport en cours de saison même en dehors des périodes de déficit hydrique. Il existe donc, même pour un peuplement apparemment en équilibre, des variations inter-annuelles importantes de ce paramètre, étroitement liées comme nous allons l'analyser aux modifications de la structure du couvert.

Nous avons déjà souligné une diminution progressive des densités de flux de sève au cours des 4 saisons de mesures (*figure 8*). Cette réduction des valeurs individuelles de densité de flux se retrouve dans les transpirations du peuplement. Ainsi, les relations entre valeurs moyennes journalières de transpiration du peuplement témoin et l' ETP montrent des pentes différentes, dans leur partie linéaire ($ETP < 4$ mm.jour⁻¹) (*figure 21*). La relation observée en 1990 (traitement irrigué) est quasi optimale puisque confondue avec la première bissectrice (transpiration maximale, pente = 1), alors que l'indice foliaire mesuré en fin de saison par ramassage de litières était de 5.56. Depuis 1990, les rapports T/ETP diminuent significativement (95%) d'année en année. Si la chute de T/ETP de 1991 s'explique par la très forte sécheresse, les réductions des années suivantes accompagnent des baisses de LAI.

Pour vérifier si la réduction de transpiration est proportionnelle à celle de LAI, nous avons calculé le rapport T/LAI , pour 4 mm d' ETP journalière. La diminution progressive de LAI s'accompagne d'une réduction de transpiration non proportionnelle, ce qui s'est traduit par une chute du rapport T/LAI (*tableau 9*). Le rapport T/LAI observé en 1990 était de 0.69,

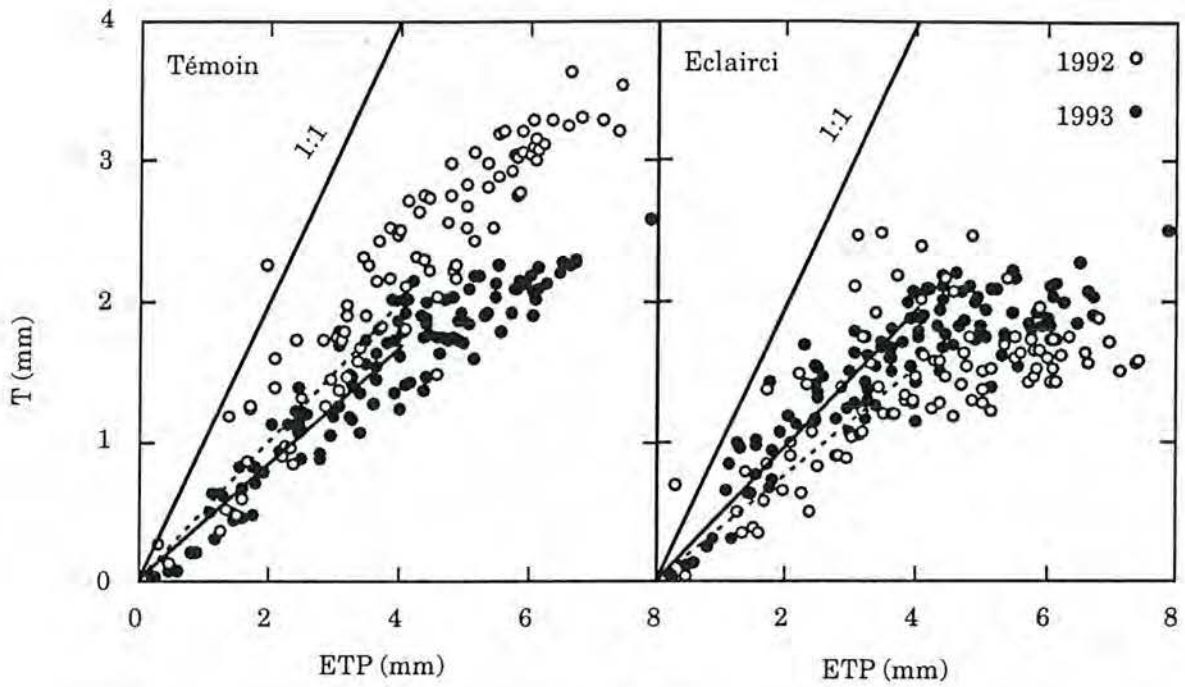


Figure 22 : Comparaison par traitement des relations $T=f(ETP)$ entre 1992 (première année après éclaircie, régression en pontillé) et 1993 (seconde année après éclaircie, régression en trait plein). Chaque point représente une journée.

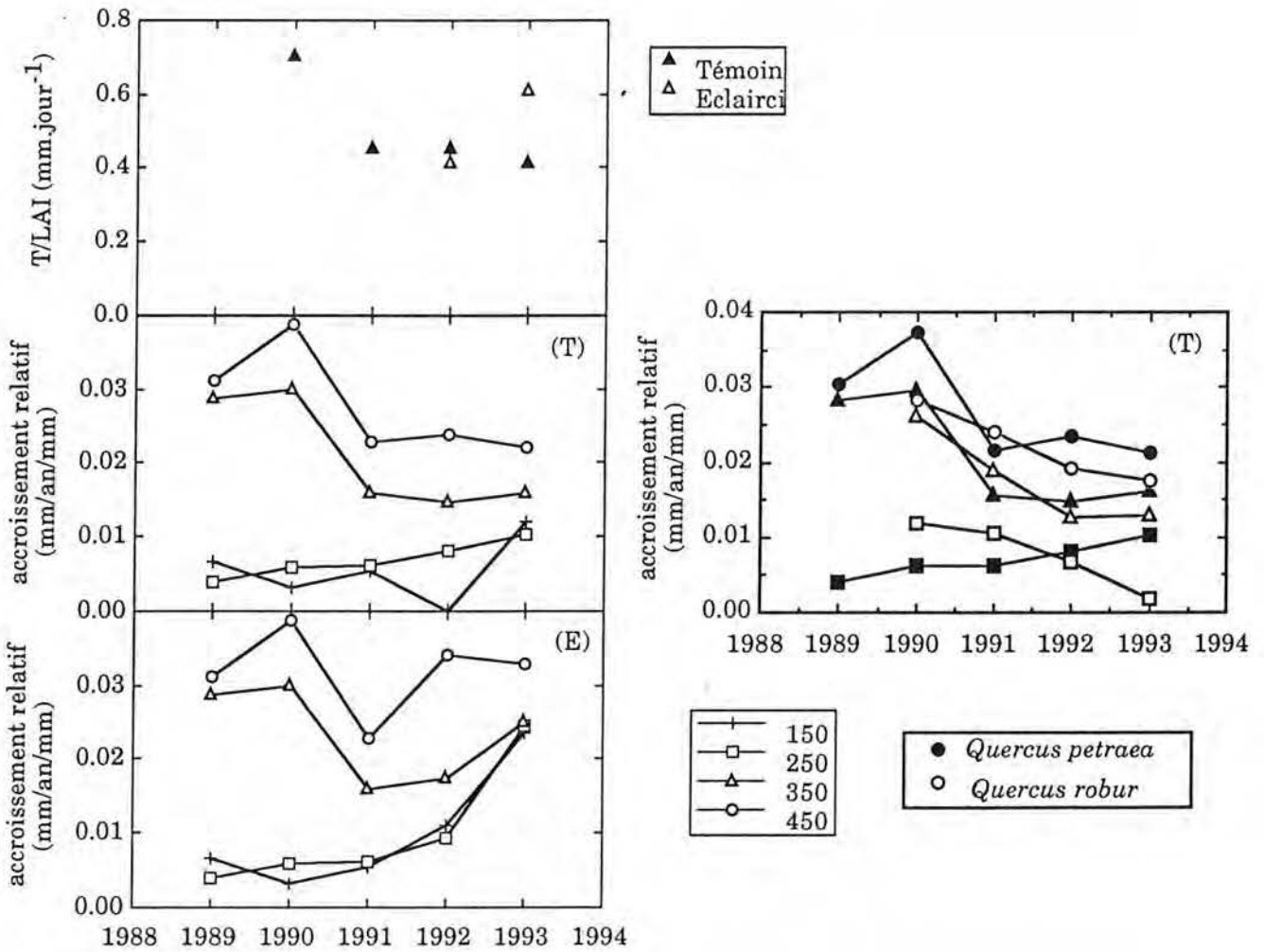


Figure 23 : Evolution de la transpiration journalière moyenne des peuplements témoin (T) et éclairci (E) exprimée par unité de surface foliaire (T/LAI) et de l'accroissement relatif en circonférence au cours des 5 années de mesures. L'accroissement relatif a été calculé pour 4 classes de circonférence (en mm) indiquées en légende, et pour les deux espèces de chêne sur la figure de droite.

valeur plus faible que celle de 0.76 calculée à partir des observations de Nizinski et Saugier (1989) dans un peuplement âgé de chêne sessile (LAI=4.38). Dans cette étude où l'évapotranspiration était estimée par bilan hydrique, le rapport ET/ETP était de 0.83. La comparaison des rapports T/LAI observés par d'autres auteurs et sur d'autres espèces est délicate, en raison de la variabilité des conditions d'alimentation en eau qui, nous l'avons vu, modifient le rapport T/ETP, mais aussi de la technique utilisée pour mesurer la transpiration et calculer l'ETP. Tout en restant prudent pour ces raisons, nous avons fait ce calcul en ne retenant que des observations hors stress hydrique. Dans un taillis témoin de châtaignier, Bobay (1990) a mesuré un rapport T/LAI encore plus élevé (0.86), à partir de transpiration mesurées par flux de sève. Dufrêne *et al.* (1992) ont observé des valeurs plus faibles de l'ordre de 0.6 sur palmier à huile. Honeysett *et al.* (1992) observent sur *Eucalyptus* des rapports T/LAI de 1.16 et 2.02 pour deux espèces présentant la même transpiration et des indices foliaires variant du simple au double, mais sous de fortes ETP (540 à 580 mm). Les résultats de Raper *et al.* (1992) permettent de calculer des rapports T/LAI élevés sur rejets de souches (1.57 pour *Robinia pseudoacacia*, 1.10 pour *Liquidambar styraciflua* L. et 1.27 pour *Platanus occidentalis* L.). Malgré les réserves émises, les transpirations que nous avons mesurées apparaissent faibles par rapport à ces autres espèces feuillues. Il est cependant impossible de conclure à partir de ces données de la littérature si ce rapport T/LAI est une caractéristique spécifique.

Dans l'optique de notre travail, l'éclaircie est utilisée comme une pratique sylvicole permettant d'ouvrir brutalement le couvert et de réduire, entre autre, l'indice foliaire. L'indice foliaire a été réduit à 3.3 soit une diminution par rapport au témoin de 1.62 (33%). Les relations $T=f(ETP)$ des peuplements éclairci et témoin en 92 et 93 ont déjà été discutées dans la publication 3. Ici, l'évolution inter-annuelle est présentée pour le traitement éclairci (**figure 22**), dont l'indice foliaire reste stable entre 1992 et 1993. Les valeurs des pentes des régressions entre T et ETP pour $ETP < 4$ mm sont résumées dans le **tableau 9**. Pour des LAI voisins de 3, le rapport T/ETP observé sur chêne est voisin de celui d'un taillis de châtaignier éclairci (Bobay, 1990). La comparaison de ces pentes (**tableau 9**) par rapport à la première bissectrice montre que, bien que le rapport T/ETP ait significativement augmenté dans le traitement éclairci entre 92 et 93, celui-ci reste statistiquement différent de la relation 1:1. Ceci peut signifier que l'indice foliaire limite la transpiration, même lorsqu'on élimine de la régression les journées à déficit hydrique. L'augmentation de la pente T/ETP entre 92 et 93, alors que l'indice foliaire n'a pas varié, se traduit par une augmentation du rapport T/LAI.

Ces fluctuations inter-annuelles des rapports T/LAI sont présentées **figure 23**. L'évolution décroissante de ce paramètre pour le peuplement témoin traduit une réduction progressive de transpiration qui n'est pas seulement dépendante de LAI. Rappelons que la valeur de 1991 est particulièrement faible en raison de la sécheresse. Parallèlement, l'accroissement relatif (Hunt, 1982, cité par Larocque et Marshall, 1993) chute brutalement

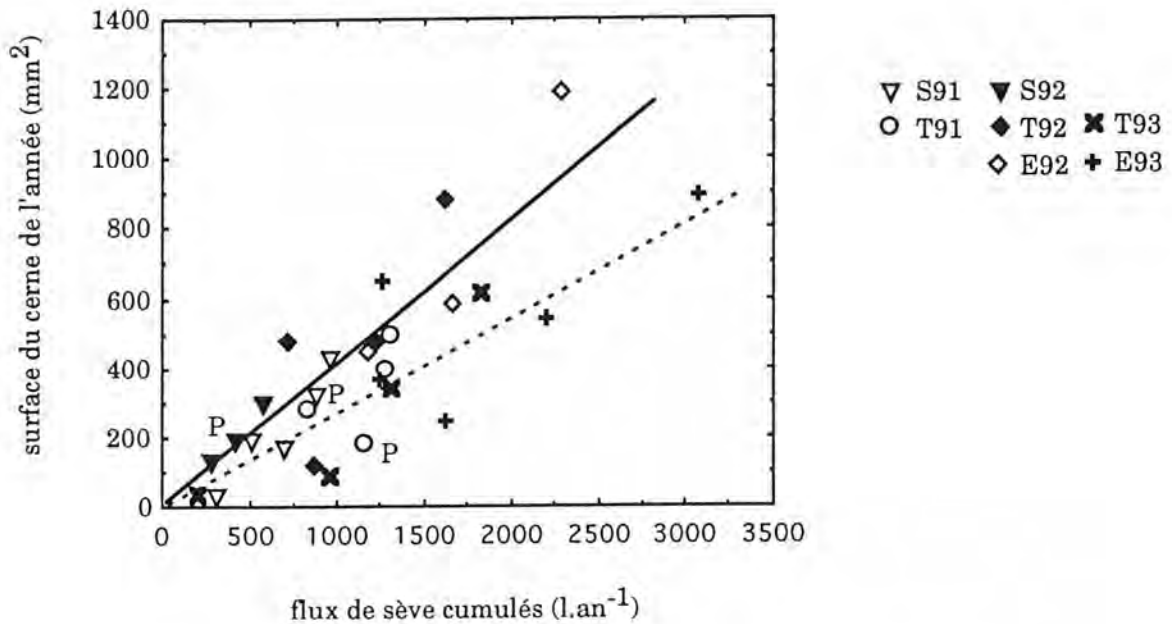


Figure 24 : Relation entre le cumul saisonnier de transpiration (mai à octobre) et la surface du cerne produit au cours de l'année, mesurée sur carottes. T = témoin, S = sec, E = éclairci. La lettre P indique les chênes pédonculés. Les pentes ont été tracées à la main, en pointillé pour la saison 1993.

Traitement	Année	A $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	gw $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$	A/gw $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$	n mesures
Témoin	1990				
	1991	≈ 10	≈ 120	81	
	1992	9.36 (3.37)	132.0 (49.5)	74 (20)	45
	1993	8.89 (3.54)	112.5 (45.7)	77 (20)	35
Eclairci	1992	8.93 (3.24)	134.8 (42.1)	66 (17)	39
	1993	7.32 (2.24)	113.3 (33.0)	66 (17)	50

Tableau 10 : Efficacité d'utilisation de l'eau intrinsèque, calculée à partir des mesures instantanées d'échanges gazeux foliaires (Li-cor 6200) réalisées en milieu de journée sous éclaircissement saturant. A : assimilation nette de CO_2 , gw : conductance stomatique pour la vapeur d'eau. Les valeurs A/gw ont été calculées pour chaque feuille et moyennées dans la partie linéaire de la relation ($\text{gw} > 200 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). n indique le nombre de mesures entrant dans le calcul des paramètres moyens, l'écart-type est indiqué entre parenthèses.

après 1990, et ceci de manière beaucoup plus marquée chez les plus gros arbres. En revanche, le peuplement éclairci amorce au cours de la seconde saison après l'intervention (1993) une augmentation significative de transpiration par unité de surface de feuille, qui n'est pas une consommation "de luxe" puisqu'elle s'accompagne d'un meilleur accroissement relatif (publication 3). Ce type de représentation ne peut pas être adopté dans la problématique "comparaison d'espèces" puisque nous ne pouvons distinguer la contribution respective des deux chênes à l'indice foliaire du peuplement. Toutefois, la comparaison des accroissements relatifs des deux espèces montre un moins bon accroissement du pédonculé, différence apparaissant nettement consécutivement à la sécheresse de 1991 (**figure 23**).

Un paramètre d'efficacité d'utilisation de l'eau, intégrée à l'échelle de la saison de végétation et de l'arbre peut être défini par le rapport entre la surface moyenne du cerne (mesuré sur carottes) et le cumul annuel de transpiration. L'indice d'efficacité intégrée tel que nous pouvons le calculer ne reproduit pas véritablement la biomasse produite, mais l'accroissement en surface terrière qui n'est pas forcément proportionnel à la biomasse totale (racines, branches, feuilles). Comme l'ont noté Raper *et al.* (1992), une relation linéaire entre la surface moyenne du cerne et le cumul annuel de transpiration permet d'organiser tous les arbres étudiés (**figure 24**), ce qui montre la forte dépendance existant entre transpiration et accroissement. En 1993 toutefois, les arbres des traitements témoin et éclairci se distinguent en 1993, avec une pente plus faible qui traduirait une moins bonne efficacité d'utilisation de l'eau (**figure 24**). Ce résultat est en accord avec les mesures d'efficacité d'utilisation de l'eau instantanée (A/gw) mesurée à partir des échanges gazeux foliaires ; ceux-ci ne montrent pas d'évolution entre les années, mais une efficacité significativement plus faible pour les arbres du traitement éclairci (**figure 25, tableau 10**). A l'échelle de l'arbre, une bonne cohérence apparaît donc aux deux niveaux d'intégration dans le temps, saisonnière et instantanée. En revanche, la meilleure efficacité du chêne sessile par rapport au pédonculé (81 contre 68 $\mu\text{molCO}_2/\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$) rapportée par Epron et Dreyer (1993) n'est pas retrouvée à l'échelle de l'arbre.

Les variations de T/ETP en fonction de LAI ont été présentées (**figure 19**) lors de variations intra-annuelles de LAI. Lorsque l'on reporte sur cette relation les valeurs moyennes sur la saison de T/ETP pour des peuplements à LAI différents (valeurs inter-annuelles), les points se positionnent remarquablement bien sur la même relation linéaire (**figure 26a**). Ceci tend à montrer que la relation établie au printemps et en automne n'est pas biaisée par un fonctionnement stomatique des feuilles non optimal : des feuilles juvéniles ou sénescents auraient pu induire une sous-estimation de transpiration. Contrairement à ce qui est observé chez les plantes herbacées où le rapport T/ETP atteint son maximum dès que le LAI égale 2.5 à 3 (Saugier et Katerji, 1991), la relation linéaire trouvée ici pour le chêne dans une large gamme de LAI (1 à 6) indique que le LAI constitue le facteur limitant de la transpiration,

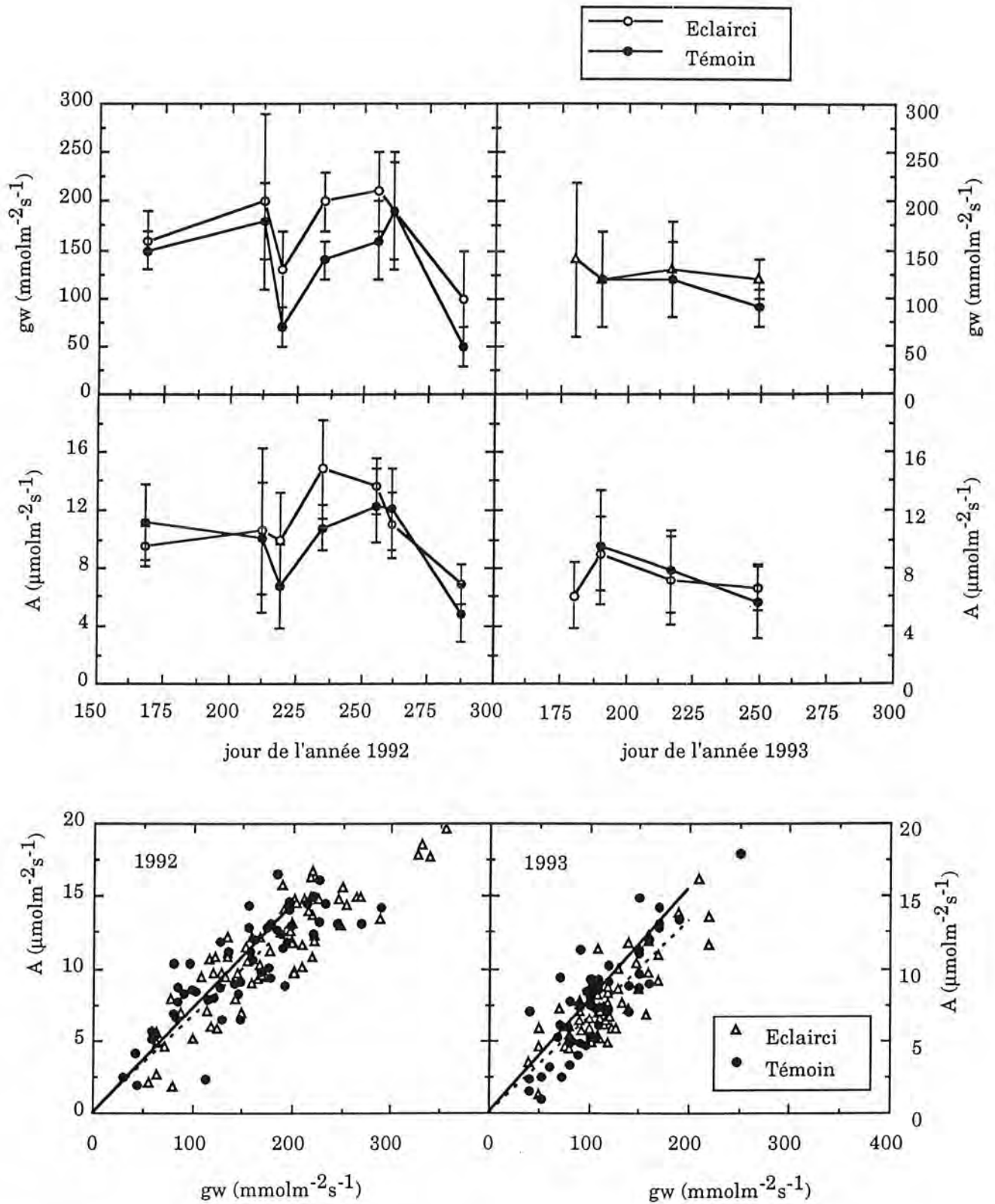


Figure 25 : Evolution saisonnière des échanges gazeux dans les traitements témoin et éclairci de 1992 et 1993. A : assimilation nette de CO_2 , gw : conductance stomatique pour la vapeur d'eau. (Mesures Li-cor 6200). Chaque point est une moyenne de 20 feuilles, les barres sont les écart-types. Les relations $A=f(gw)$ sont établies sur les mesures individuelles par feuille, les régressions ont été établies pour $gw < 200 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

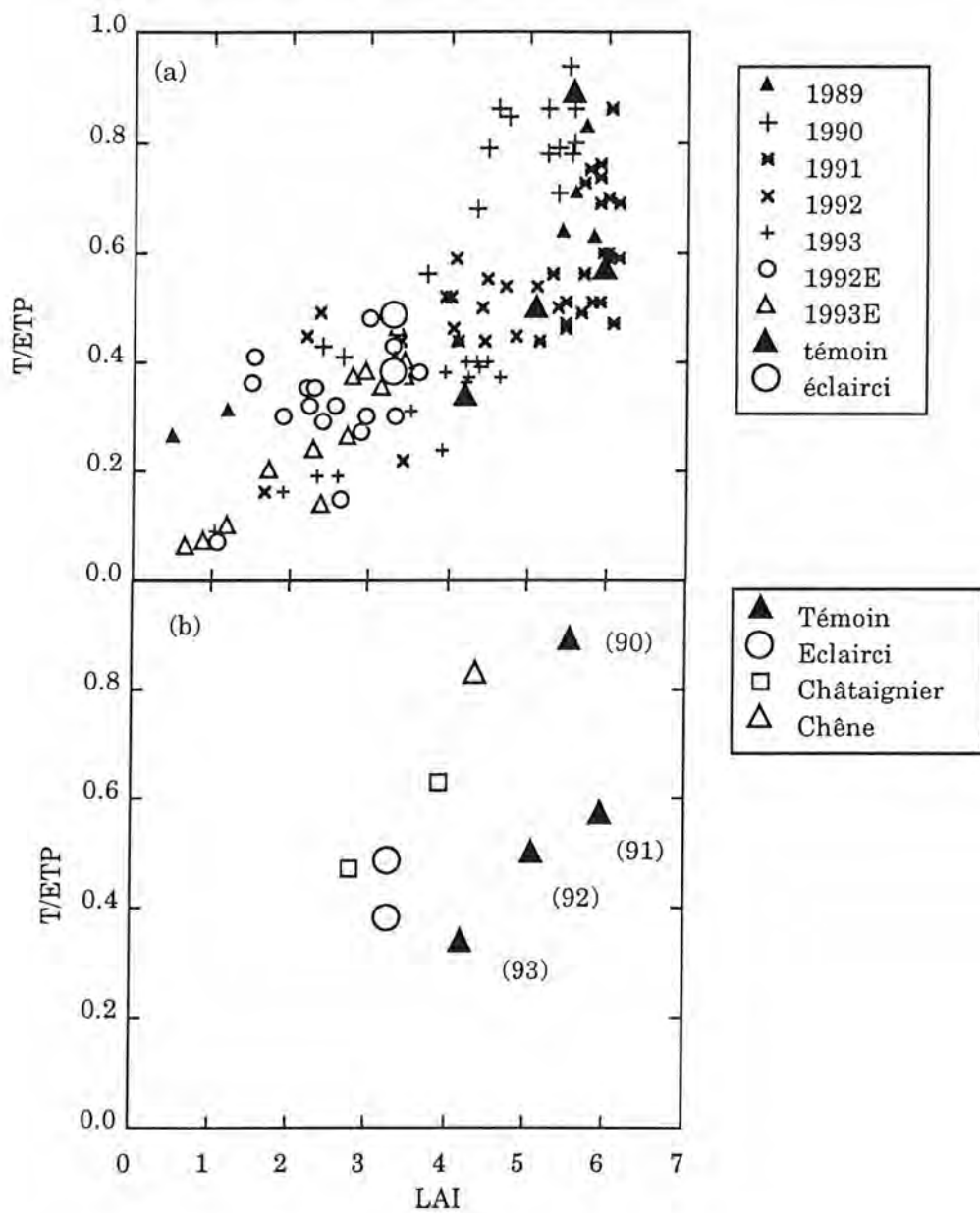


Figure 26 : (a) Valeurs décadaires (petits symboles) et moyennes saisonnières (gros symboles) du rapport T/ETP en fonction de l'indice foliaire (LAI). L'indice foliaire a été mesuré en cours de saison (thermopiles ou Demon) pour les valeurs décadaires et par ramassage de litières pour les valeurs saisonnières. (b) Comparaison des T/ETP moyens sur la saison avec quelques valeurs de rapport T/ETP relevées dans la littérature (d'après Nizinski et Saugier, 1989 pour le chêne, Bobay, 1990, pour le châtaignier).

même pour des LAI déjà élevés : la transpiration du peuplement augmente jusqu'au plus fort LAI que nous avons observé (6.0). Un certain nombre de travaux repris par Rambal (1984) indiquent que le rapport transpiration maximale / ETP atteint une valeur maximale lorsque l'indice foliaire atteint 3 à 4. Des valeurs de T/ETP en dessous de cette courbe maximale peuvent signifier qu'il existe une contrainte hydrique ou que la structure du couvert est différente. Dans le contexte pédoclimatique étudié, nous avons montré que la transpiration n'était jamais maximale. Cette relation $T/ETP=f(LAI)$ ne permet donc pas de conclure quant aux caractéristiques de fonctionnement du couvert. L'augmentation linéaire de transpiration lorsque LAI augmente pourrait être une conséquence de la structure poreuse du couvert lui conférant une forte rugosité et des gradients de déficit de saturation de l'air importants. Ce comportement est difficilement comparable avec d'autres peuplements de feuillus tempérés, la littérature ne permettant pas de déterminer un seuil de LAI saturant la transpiration (**figure 26b**) ; cette représentation confirme les valeurs faibles de T/ETP observées dans notre peuplement, même lors des années sans déficit hydrique sévère. L'analyse détaillée de la conductance du couvert devrait apporter des éléments complémentaires sur cette liaison transpiration - indice foliaire.

(2.3) Modélisation de la transpiration : conductance du couvert

Nous avons jusqu'ici rapporté la transpiration des arbres à l'ETP Penman, qui est une formulation physique des processus d'évaporation indépendante de la structure du couvert ; l'ETP a donc été prise en compte comme un index climatique et non comme un modèle de transpiration. Ceci a permis en outre de mettre en évidence les contributions respectives de l'indice foliaire et du déficit hydrique aux variations inter- et intra-annuelles de transpiration du peuplement.

Nous avons parallèlement développé une approche plus explicative des transferts hydriques à partir de la transformation de la formule de Penman proposée par Monteith (1973). Ce modèle d'évaporation de l'eau par le couvert, supposé homogène, prend en compte la demande climatique et les caractéristiques physiques (hauteur, rugosité), mais aussi biologiques du couvert (stade phénologique, état hydrique). Les deux objectifs de cette démarche étaient (1) de caractériser les liaisons entre les facteurs climatiques et les flux vapeur du couvert de chêne, et (2) de proposer une modélisation de la transpiration à partir de ces facteurs climatiques et de nos données expérimentales. L'hypothèse de couvert homogène constitue une limite de cette approche. Dans le cadre de ce travail, nous pouvons accepter cette hypothèse de couvert homogène pour le peuplement témoin, à couvert continu ; nous supposerons aussi que le couvert est de type mono-couche, puisqu'il n'y a pas de sous-étage ; en revanche, la présence de trouées dans l'éclaircie ne permet pas d'utiliser cette formulation à partir des mesures microclimatiques dont nous disposons. L'application de ce modèle au peuplement éclairci

nécessiterait au préalable une modélisation du rayonnement net disponible au niveau des couronnes. L'analyse qui suit reste donc pour l'instant limitée au peuplement témoin.

Dans la formulation initiale de Penman-Monteith, la diffusion de la vapeur d'eau issue de la transpiration met en jeu des résistances équivalentes à la diffusion. Ces résistances, ou leurs inverses (conductances), sont de deux types : la conductance aérodynamique sur le trajet allant de la couche limite des feuilles à l'atmosphère au-dessus du peuplement et la conductance du couvert. Celle-ci représente la résistance équivalente à l'ensemble des conductances stomatiques, le couvert étant par approximation assimilé à une grande feuille. Ce modèle de Penman-Monteith a souvent été utilisé pour estimer la transpiration de peuplements à couverts fermés et à feuillage sec à partir des paramètres météorologiques classiques (Stewart, 1988) ; une formulation dans laquelle la transpiration apparaît comme la somme d'un terme radiatif et d'un terme convectif, fonction du déficit de saturation de l'air, est la suivante :

$$\lambda T = \frac{\Delta (R_n - G) + \rho C_p dsat g_a}{\Delta + \gamma (1 + g_a / g_c)}$$

avec : g_a : conductance aérodynamique ($m.s^{-1}$)

g_c : conductance du couvert ($m.s^{-1}$)

T : transpiration du peuplement ($kg.m^{-2}.s^{-1}$)

λ : chaleur latente de vaporisation de l'eau ($= 2.5 \cdot 10^6 J.kg^{-1}$)

Δ : dérivée de la tension de vapeur à la température de l'air ($Pa \text{ degC}^{-1}$)

R_n : rayonnement net ($W.m^{-2}$)

G : flux de chaleur dans le sol et la biomasse ($W.m^{-2}$)

$dsat$: déficit de saturation de l'air (Pa)

γ : constante psychrométrique ($= 66 Pa.degC^{-1}$)

ρ : masse volumique de l'air ($= 1.33 kg.m^{-3}$)

C_p : capacité calorifique ($= 1000 J.kg.degC^{-1}$).

La conductance aérodynamique est généralement évaluée à partir de la relation proposée par Monteith (1965), utilisant la vitesse du vent et la hauteur moyenne du peuplement, ainsi que des paramètres de rugosité du couvert (hauteur de déplacement du plan de référence et longueur de rugosité) :

$$g_a (m.s^{-1}) = (k^2 * v) / [\ln (h-d) / z_0]^2$$

avec : k = constante de von Karman (0.39)

v = vitesse du vent au dessus du couvert ($m.s^{-1}$)

h = hauteur de mesure du vent au dessus du sol (m)

d = hauteur de déplacement du plan de référence (m)

z_0 = longueur de rugosité (m).

Dans ce travail, nous avons utilisé cette formulation pour déterminer la conductance aérodynamique, à partir de mesures semi-horaires de vitesse du vent réalisées 2 m au-dessus du couvert du plateau témoin. Lorsque les profils de vent ne sont pas mesurés, comme c'était le cas dans nos expérimentations, les deux paramètres de rugosité d et z_0 peuvent être estimés par des fonctions empiriques de la hauteur moyenne du peuplement, établies sur des peuplements résineux tempérés (Thom, 1971, Jarvis *et al.*, 1976) :

$$d = 0.75 * \text{hauteur peuplement (m)}$$

$$z_0 = 0.1 * \text{hauteur peuplement (m)}$$

Stewart (1988) a introduit l'idée de l'inversion de cette formulation permettant de calculer la conductance du couvert g_c ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$), lorsque l'on mesure la transpiration et les paramètres climatiques :

$$g_c = \frac{\lambda \gamma T g_a}{\Delta (R_n - G) + \rho C_p dsat g_a - \lambda T (\Delta + \gamma)}$$

La transpiration du peuplement peut être mesurée directement en terme de flux de vapeur d'eau par des méthodes micrométéorologiques (Stewart, 1988, Adams *et al.*, 1991), ou par flux de sève (Meinzer *et al.*, 1993, Granier *et al.*, 1992, 1994) ; dans ce cas, il faut faire l'hypothèse que le flux de vapeur est égal au flux de sève. Cette hypothèse nécessite dans certains cas la prise en compte de l'inertie hydrique entre le tronc et les feuilles qui introduit un retard des flux hydriques (flux de sève) par rapport au flux vapeur ; ceci a souvent été observé sur les résineux, où les flux de sève doivent être décalés de l'ordre de 60 à 90 min par rapport aux données climatiques (Granier *et al.*, 1994b, Lu *et al.*, 1994). Dans le présent travail, la conductance du couvert a été calculée à partir des flux de sève et des données climatiques mesurées sur le dispositif au pas de temps semi-horaire (publication 1).

A l'échelle du couvert, le degré de contrôle de la transpiration par les stomates (couplage) dépend étroitement de la différence existant entre le déficit de saturation régnant à la surface des feuilles et dans l'air. Cette différence est liée à la dimension de la couche limite existant au dessus du couvert, couche limite dépendant de la rugosité du couvert et de la vitesse du vent. Pour caractériser la sensibilité de la transpiration du couvert à une modification marginale de conductance du couvert, Jarvis et McNaughton (1986) ont défini un coefficient de découplage (Ω , sans dimension et variant de 0 à 1) qui prend en compte l'influence de la couche limite et qui s'écrit à l'échelle du couvert (Jarvis, 1986) :

$$\Omega = \frac{\Delta / \gamma + 1}{\Delta / \gamma + 1 + g_a / g_c}$$

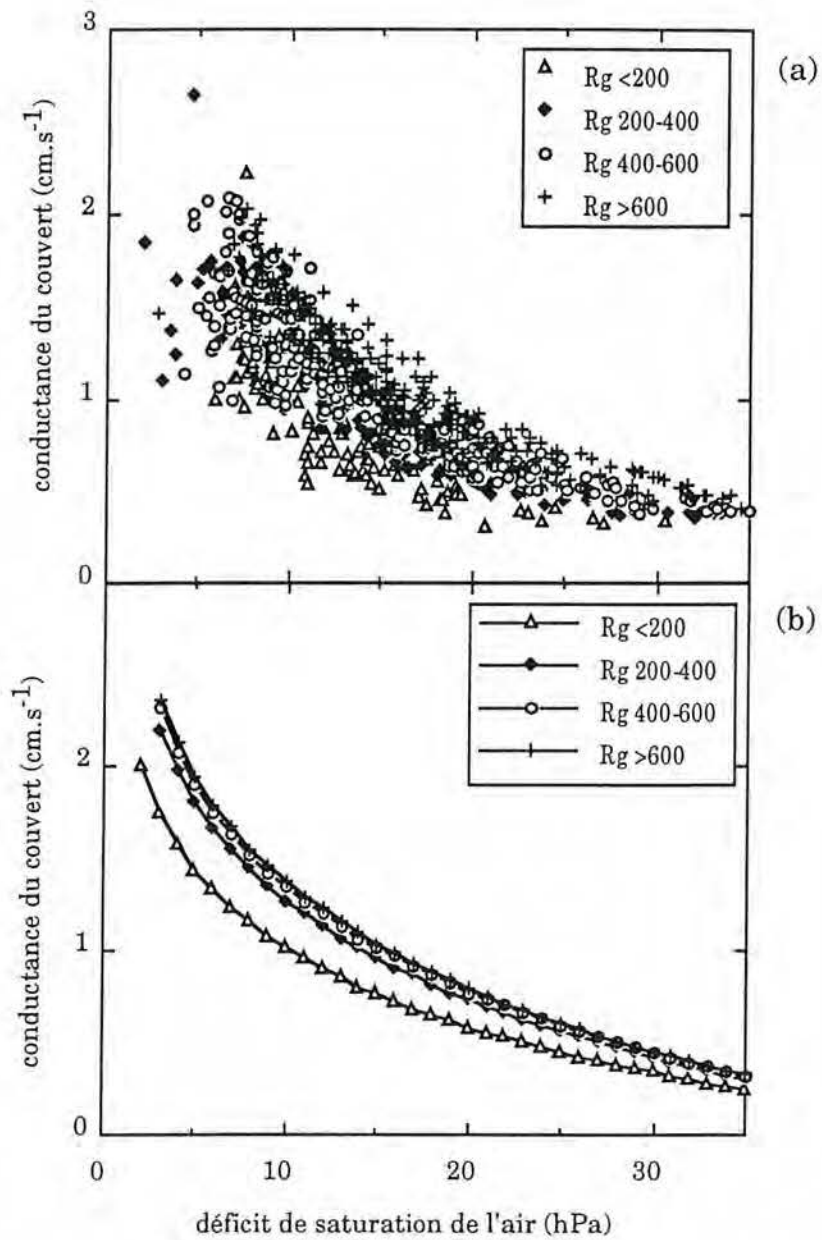


Figure 27 : (a) Evolution de la conductance du couvert de chêne calculée à partir de mesures de flux de sève en fonction du déficit de saturation de l'air ; les données ont été stratifiées par classes de rayonnement global (indiquées en légende). (b) Fonctions ajustées sur ces mêmes données (jours 193 à 230, saison 1990).

Le coefficient de couplage $1 - \Omega$ est aussi utilisé. Dans le cas des couverts forestiers, caractérisés par une forte rugosité, la conductance aérodynamique est grande par rapport à la conductance du couvert ($g_a \sim 100 * g_c$; d'ailleurs g_a s'exprime couramment en $m.s^{-1}$ et g_c en $cm.s^{-1}$), et la différence de déficit de saturation entre le couvert et l'air est faible : Ω est faible, donc $1 - \Omega$ est élevé et le couvert est qualifié de fortement couplé avec l'atmosphère.

L'analyse du fonctionnement du couvert de chêne a tout d'abord consisté à décrire sa sensibilité aux facteurs climatiques (rayonnement global et déficit de saturation de l'air) puis à comparer ce comportement à celui d'espèces connues. La conductance du couvert g_c montre une forte décroissance de type logarithmique lorsque le déficit de saturation de l'air ($dsat$) augmente, et une très forte dépendance avec ce paramètre (**figure 27a**). Pour un $dsat$ donné, g_c est d'autant plus élevée que le rayonnement global est intense. Ce comportement, déjà mentionné à l'échelle de la feuille et des conductances stomatiques (Dolman et Van den Burg, 1988), est assez classique et a en outre été observé sur *Pinus sylvestris* par Stewart (1988) et par Granier *et al.* (1994b), sur Douglas par Bosveld *et al.* (1993), sur *Pinus pinaster* par Granier et Loustau (1994). Dans une plantation dense d'épicéas (*Picea abies*) l'effet dépressif du déficit de saturation est apparu moins accentué que chez les pins (Lu *et al.*, 1994, Bréda et Granier, non publié). Granier *et al.* (1992) ont pu montrer une très forte sensibilité de g_c au $dsat$ entre deux espèces tropicales, avec une différence inter-spécifique, confirmée par la cohérence avec leurs comportements stomatiques respectifs.

Les variations de g_c maximale en 1990 ont été modélisées sur une période sans stress hydrique et à indice foliaire maximal par ajustement non linéaire (algorithme de Gauss-Marquard), selon une relation du type :

$$g_{c \max} = [R_g / (R_g + R_{g_0})] \cdot [k_1 - k_2 \cdot \ln(dsat)]$$

La constante R_{g_0} traduit une relation de type saturant avec le rayonnement global décrite ci-dessus, tandis que les paramètres k_1 et k_2 illustrent l'effet dépressif du déficit de saturation. Shuttleworth (1988), Dolman *et al.* (1991) ou Bosveld *et al.*, (1993) ont complété ce modèle par une fonction de la température. L'effet de la température sur les conductances stomatiques du chêne étant négligeable dans nos conditions expérimentales devant les deux facteurs climatiques considérés (R_g , $dsat$) (Dolman et Van den Burg, 1988), la température n'a pas été prise en compte dans cette analyse de la conductance du couvert. Les coefficients de variations de ces ajustements $f(R_g, dsat)$ sont typiquement de l'ordre de 0.8, lorsqu'on élimine sur chaque cinétique journalière de g_c les rayonnements et les déficits de saturation trop faibles où l'incertitude sur l'estimation de la transpiration est élevée (mesures avant 7 h et après 19 h). Dans le cas du chêne, le décalage des mesures de flux de sève par rapport aux facteurs climatiques n'améliore pas ces ajustements ; cette absence d'inertie hydraulique significative rejoint la participation négligeable de réservoirs échangeurs d'eau mentionnée

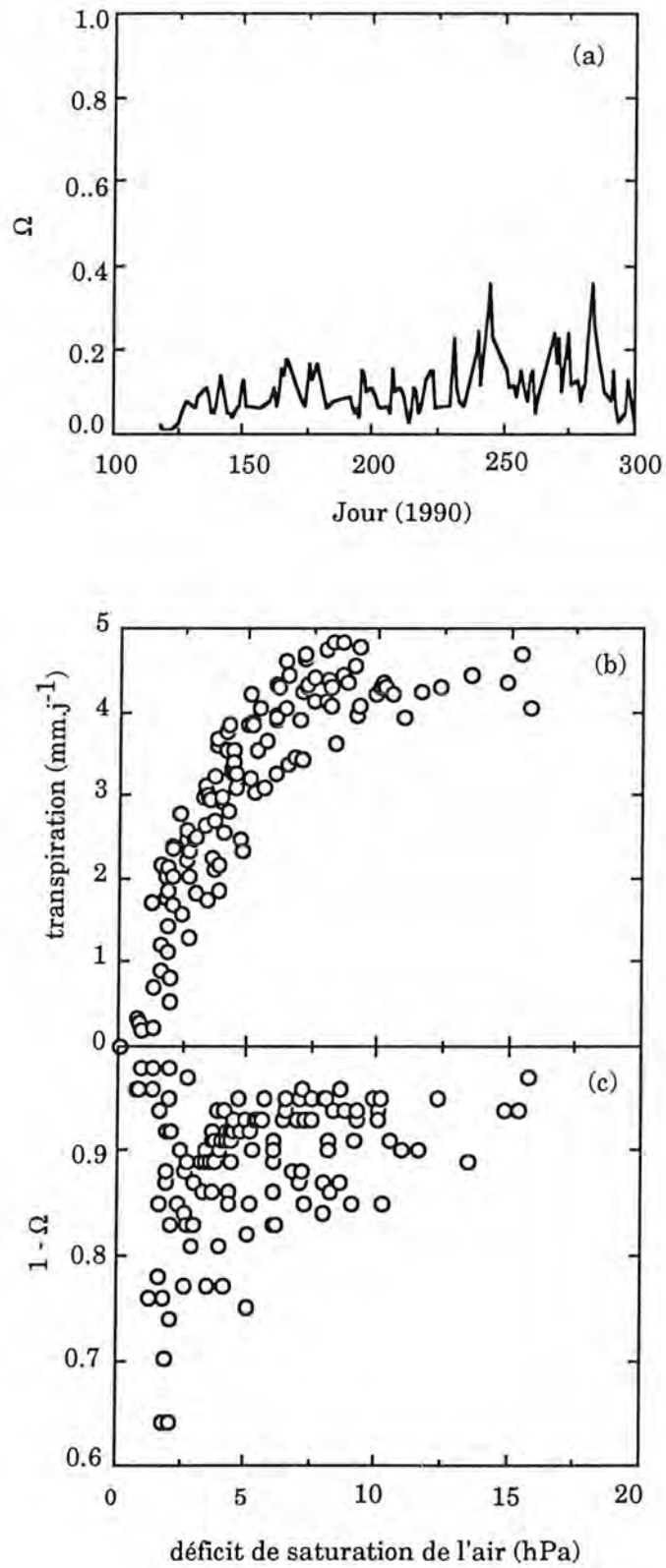


Figure 28 : (a) Evolution saisonnière du facteur de découplage (Ω) pour le traitement témoin en 1990. Relation entre déficit de saturation de l'air et (b) transpiration journalière ou (c) coefficient de couplage ($1 - \Omega$) pour le traitement témoin. Données 1990, jours 126-330.

à l'échelle de l'arbre à partir de l'analyse des relations flux-potentiels. L'ajustement réalisé sur la période des jours 192 à 211 fournit les paramètres suivants :

$$g_c \text{ max} = (R_g / R_{g+120}) \cdot [4.02 - 1.04 \text{ Ln } dsat] \quad r^2 = 0.79$$

Dans le cas du couvert de chêne étudié, le seuil de rayonnement saturant pour g_c (paramètre R_{g_0} de l'ajustement, 120 W.m^{-2}) apparaît nettement plus faible que celui observé dans des couverts résineux, malgré des indices foliaires identiques ou plus faibles : $> 400 \text{ W.m}^{-2}$ chez le Pin maritime (Granier et Loustau, 1994), 315 W.m^{-2} chez le Pin sylvestre (Granier *et al.*, 1994b), 370 W.m^{-2} chez l'épicéa (Lu *et al.*, 1994). A l'échelle de la feuille pourtant, les courbes de réponse à l'éclairement des stomates montrent des seuils de saturation de g_s voisins : $\sim 200 \text{ W.m}^{-2}$ pour le chêne (Dolman et Van den Burg, 1988) et 150 à 200 pour le Pin maritime (Deglène, 1993). Les différences de comportement stomatique sont trop faibles pour expliquer les écarts observés à l'échelle du couvert. Il faut donc rechercher l'explication des différences au niveau de la structure du couvert (densité de feuillage, angle d'insertion et dimension des feuilles et des branches, indice foliaire) et de ses conséquences sur la pénétration du rayonnement jusqu'à la base du houppier (Turton, 1985) ; celle-ci pourrait être caractérisée par le coefficient d'extinction, qui varie avec la structure du couvert (voir la figure 4, annexe 4). Le couvert de chêne étudié est poreux et la faible extension verticale des houppiers semble permettre au rayonnement une saturation rapide des feuilles de la base de la couronne vivante.

La valeur journalière moyenne du coefficient de découplage Ω calculée sur l'ensemble de la saison est de 0.10 (figure 28a), ce qui traduit un couplage extrêmement fort du couvert avec l'atmosphère ; les valeurs les plus faibles sont mesurées en début de saison lorsque l'indice foliaire est encore faible. Cette valeur est du même ordre de grandeur que celles observées sur les couverts conifères ou feuillus tempérés (Jarvis et Mc Naughton, 1986, Granier *et al.*, 1994). Ce couplage signifie que le déficit de saturation de l'air est la variable motrice de la transpiration moyenne journalière (figure 28b et c), et que la limitation de transpiration est fortement contrôlée par la conductance du couvert.

L'ajustement décrit apparaît bien reproduire les mesures expérimentales (figure 27b) et peut être utilisé comme outil d'analyse des variations inter- ou intra-annuelles de g_c , et de la sensibilité du chêne aux facteurs climatiques. Gash et Stewart (1975) furent les premiers à montrer que cette forte dépendance de g_c avec le rayonnement est responsable de ses variations diurnes. Une illustration en est donnée pour le chêne figure 29. L'augmentation de g_c est fortement corrélée à celle du rayonnement, les valeurs maximales sont atteintes en fin de matinée (10 h TU) et sont de l'ordre de 1.5 cm.s^{-1} ; g_c diminue ensuite progressivement sous l'effet de $dsat$ qui induit une fermeture des stomates. Shuttleworth (1988) a rassemblé des cinétiques de ce type sur différentes espèces tempérées et tropicales (feuillues et conifères). Les

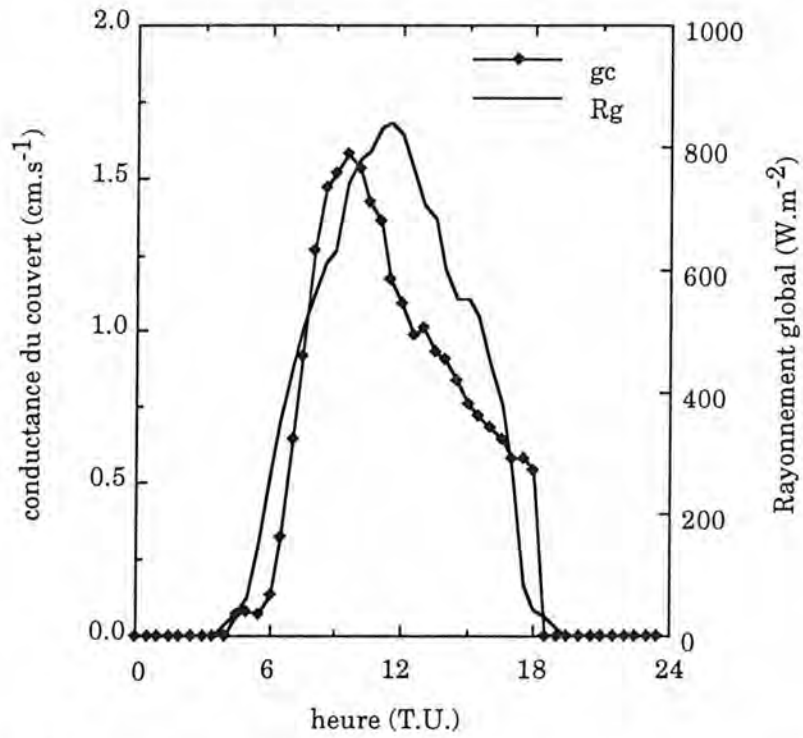


Figure 29 : Exemple de variation diurne de la conductance du couvert, en relation avec le rayonnement global (1 juin 1990, plateau témoin).

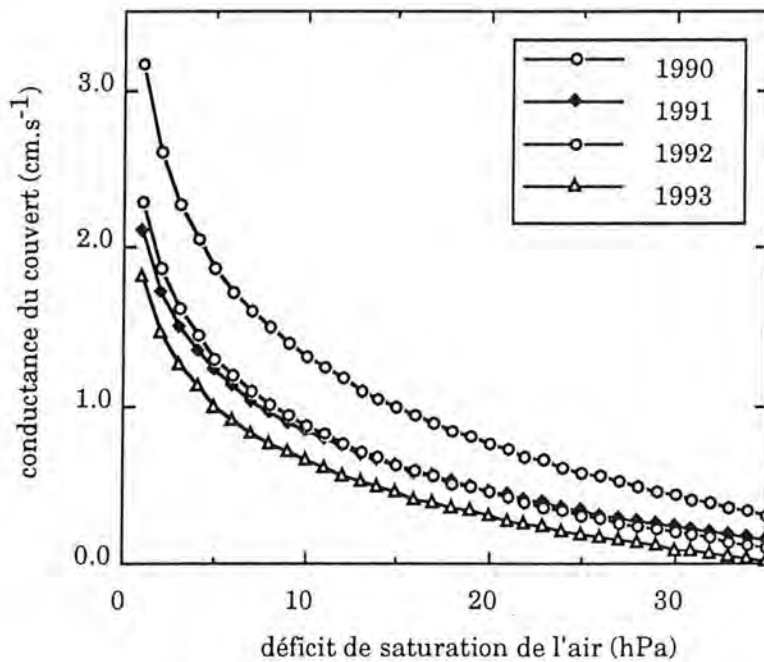


Figure 30 : Evolution de la fonction ajustée de la conductance du couvert de 1990 à 1993 pour le peuplement témoin aux cours de périodes de bonne alimentation en eau et d'indice foliaire stabilisé. Pour la représentation, le rayonnement global a été fixé à 400 W.m^{-2} .

valeurs maximales de milieu de journée ($g_{c \max}$) mesurées ici en 1990 sont du même ordre de grandeur que celles observées par Gash *et al.* (1989) sur *Pinus pinaster* (1.3 cm.s^{-1}) ou encore par Granier *et al.* (1994b) sur *Pinus sylvestris* (1.2 cm.s^{-1}).

Des ajustements effectués sur des jeux de données des différentes années et en fixant le rayonnement à 400 W.m^{-2} , permettent de comparer la dynamique du fonctionnement du couvert. On retrouve ici un résultat déjà mentionné dans l'analyse des rapports T/ETP : les valeurs de g_c les plus élevées ont été observées en 1990, et des valeurs de plus en plus faibles se sont succédées les années suivantes (**tableau 11, figure 30**). Ces variations inter-annuelles, observées en dehors des épisodes de stress hydrique sévère, apparaissent en partie liées aux fluctuations d'indice foliaire maximal.

Une modélisation explicative complète des variations de g_c au pas de temps semi-horaire doit donc prendre en compte les facteurs climatiques (R_g et $dsat$), l'indice foliaire et la sécheresse du sol. L'interaction de ces deux dernières sources de fluctuation a été décomposée à partir de l'analyse des variations intra-annuelles de g_c au cours de la saison 1990, de manière à établir des fonctions multiplicatives de réduction de $g_c \max$ prenant en compte LAI et sécheresse (Jarvis, 1976, Stewart 1988, Granier et Loustau, 1994, Bosveld *et al.*, 1994).

La fonction réductrice de g_c traduisant l'effet du déficit de réserve en eau du sol peut utiliser différents indices de stress : REW, potentiel hydrique du sol, potentiel hydrique de base (Dolman *et al.*, 1988). Dans l'approche mécaniste du fonctionnement du couvert développée ici, nous avons choisi d'utiliser le potentiel hydrique de base comme indicateur de contrainte hydrique. Une fonction linéaire décroissante a été établie entre les g_c mesurées dans les traitements sec et témoin (valeurs semi-horaires entre 9 et 18 heures T.U., pour $dsat > 1 \text{ hPa}$) et le potentiel de base (Ψ_{wp}) au cours de 10 journées. Pour que cette fonction multiplicative varie entre 0 et 1, les valeurs de g_c mesurées ont été rapportées aux g_c maximales (en condition d'alimentation hydrique optimale), calculées à partir de l'ajustement décrit précédemment :

$$g_c / g_c \max = 1.07 + 0.417 * \Psi_{wp} \quad r^2 = 0.55$$

Enfin, une dernière source importante de variations de g_c est l'indice foliaire, et nous avons posé : $g_c = \Sigma (gs_i * LAI_i)$. Un certain nombre de travaux utilisent une fonction multiplicative du LAI comprise entre 0 et 1, y compris pour des peuplements résineux en raison de l'effet de l'âge des aiguilles sur les conductances stomatiques (Beadle *et al.*, 1982 pour un couvert de pin sylvestre, repris par Stewart, 1988, Bosveld *et al.*, 1993, pour un couvert de Douglas). Dans le cas de peuplements feuillus, cette fonction est déterminante pour des simulations sur l'ensemble de la saison de végétation. Shuttleworth (1988) souligne qu'une relation directe entre LAI et g_s est peu probable. En effet, les feuilles supplémentaires sont exposées à un rayonnement significativement plus faible et apporte une contribution

Année	Rg _o	k ₁	k ₂	r ²	LAI
1990	46	3.52	0.89	0.82	5.56
1991	67	2.45	0.64	0.82	5.97
1992	52	2.59	0.70	0.83	4.91
1993	48	2.04	0.57	0.88	4.21

Tableau 11 : Paramètres des ajustements non linéaires entre mesures horaires de conductance du couvert et facteurs climatiques (rayonnement global, Rg et déficit de saturation de l'air, dsat) effectués sur des périodes à indice foliaire maximum et en dehors d'épisode de déficit hydrique, au cours des différentes années dans le traitement témoin. L'ajustement est de la forme :

$$g_{c \max} = [Rg / (Rg + Rg_o)] \cdot [k_1 - k_2 \cdot \ln (dsat)] .$$

Jour	Date	LAI	Ψ _{wp}	Ψ _{wp} Sec	REW	REW Sec
			Témoin		Témoin	
199	18-Jui	5.50	-0.34	-0.33	0.71	0.58
212	31-Jui	5.70	-0.49	-0.45	0.59	0.50
231	19-Aoû	6.00	-0.80	-0.95	0.44	0.28
232	20-Aoû	6.00	-0.80	-0.95	0.44	0.28
248	3-Sep	6.12	-0.31*	-1.43	0.76	0.15
256	13-Sep	6.06	-0.30	-1.57	0.64	0.15
262	19-Sep	5.93	-0.27	-1.66	0.56	0.10

Tableau 12 : Caractéristiques des journées utilisées pour la validation du modèle de conductance de couvert (saison 1991). * : après irrigation. Les indices foliaires ont été calculés à partir des mesures d'interception du rayonnement global.

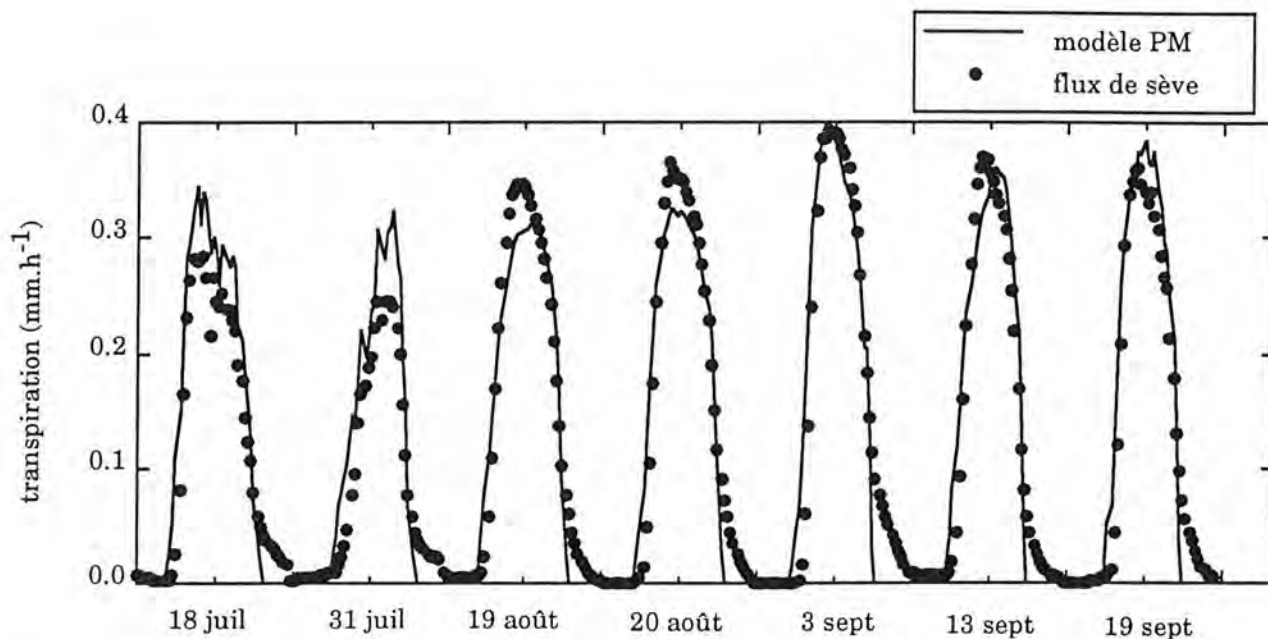


Figure 31 : Comparaison de la transpiration mesurée (flux de sève) et modélisée à partir de la formule de Penman-Monteith et du modèle de conductance du couvert au cours de quelques journées ayant servies à la validation du modèle (saison 1991).

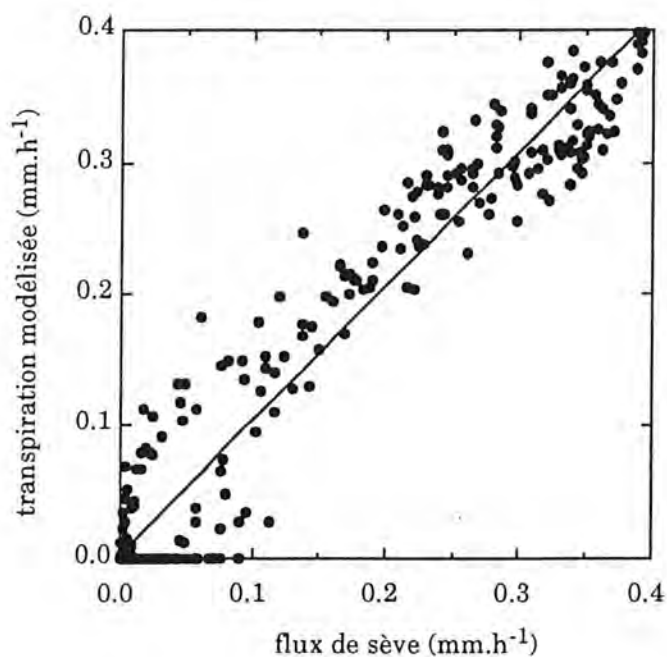


Figure 32 : Régression entre les valeurs semi-horaires de flux de sève (FS) et de transpiration modélisée (Tmod) ; les mesures de flux de sève ont été décalées d'une demie heure par rapport à la transpiration. La régression a été établie sur les 7 jours présentés figure 31 :

$$T_{\text{mod}} = 1.02 \text{ FS} \quad r^2 = 0.94$$

proportionnellement réduite à la conductance du couvert. Les mesures semi-horaires de g_c observées en 1990 dans le traitement témoin entre les jours 118 et 248, période sans déficit hydrique, ont été "normalisées" par rapport à la conductance maximale théorique ($f(R_g, dsat)$). Un ajustement de type logarithmique entre $g_c/g_{c\max}$ et LAI a été utilisé :

$$g_c/g_{c\max} = 0.369 + 1.041 * \text{Log}_{10} (\text{LAI}) \quad r^2 = 0.50, \text{ avec } f(\text{LAI}) \text{ compris dans } [0, 1].$$

Il est donc possible de modéliser les fluctuations des g_c mesurées en fonction des conditions microclimatiques, de la sécheresse du sol et de l'indice foliaire à partir des conductances mesurées. La formulation complète de ce modèle, établi à partir des données observées en 1990, est alors la suivante :

$$g_c = g_{c\max} \cdot f(\Psi_{wp}) \cdot f(\text{LAI}) \quad \text{avec } g_{c\max} = f(dsat, R_g)$$

où $g_{c\max}$ représente la conductance du couvert maximale en conditions non limitantes, fonction du $dsat$ et du rayonnement global.

Un modèle de transpiration semi-horaire peut alors être obtenu simplement en introduisant ce modèle de g_c dans la formule de Penman-Monteith. La transpiration est alors estimée à partir des données climatiques, de l'indice foliaire et du potentiel de base. Le calcul a été vérifié sur 10 journées réparties sur la saison 1990 (journées différentes de celles utilisées pour la calibration) et montre la bonne correspondance entre transpiration estimée et mesurée :

$$T_{\text{estimée}} (\text{témoin}) = 0.88 * T_{\text{mesurée}} \quad r^2 = 0.92$$

$$T_{\text{estimée}} (\text{sec}) = 1.03 * T_{\text{mesurée}} \quad r^2 = 0.91$$

Ce modèle de transpiration a été validé sur la saison 1991. Un exemple sur 7 journées choisies à différents niveaux de dessèchement du sol (**tableau 12**) est donné **figure 31** pour le traitement témoin. Les transpirations estimées sont bien corrélées aux mesures de flux de sève, qui présentent toutefois un léger retard (1/2 heure). La régression entre transpiration estimée et flux de sève, en tenant compte d'une demie heure de décalage, fournit des r^2 de 0.94 dans le témoin (**figure 32**) et 0.90 dans le traitement sec ; dans ce dernier cas, le modèle surestime la transpiration de 34%. Ces écarts entre modèle et mesures sont systématiques pour tous les niveaux de dessèchement ; ils demeurent identiques si une fonction de la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW) est utilisée à la place de la fonction de Ψ_{wp} . La différence de transpiration mesurée entre 1990 et 1991 doit donc être attribuée à un facteur autre que ceux pris en compte par le modèle : R_g , $dsat$, LAI et sécheresse. En particulier, cela signifie que la conductance maximale ($g_{c\max}$) en absence de stress hydrique et de variation de LAI a été affectée (modification de la structure du couvert, altération du système racinaire, arrière-effet de la gelée de 1991 ?).

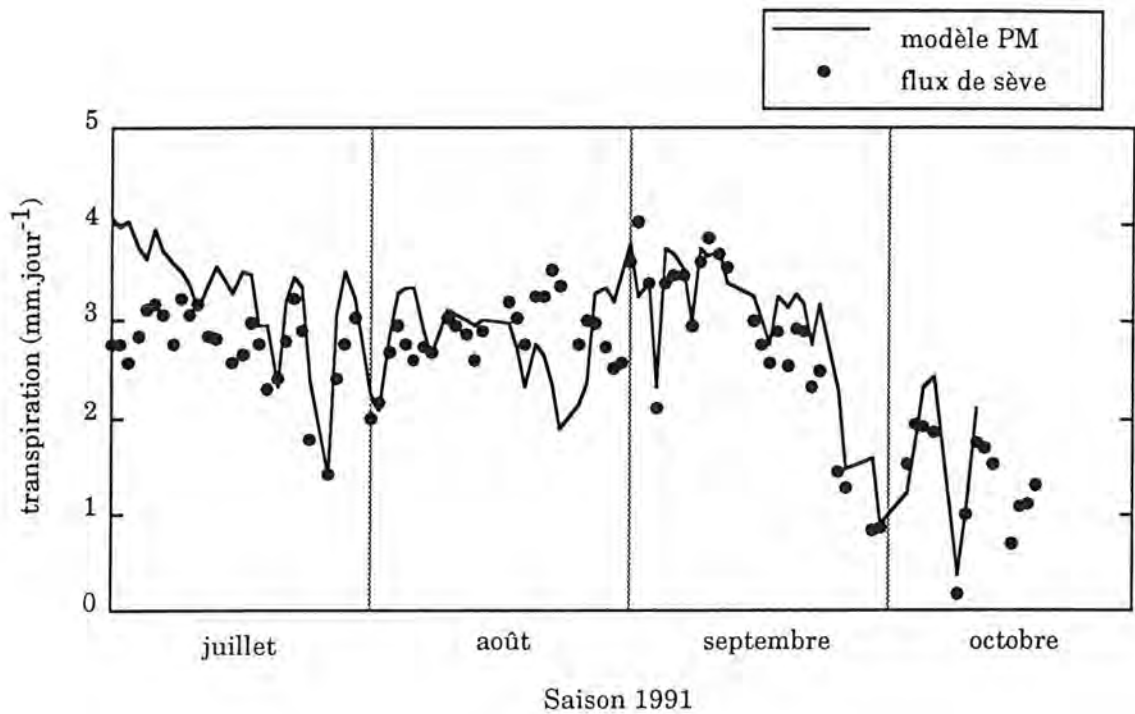


Figure 33 : Comparaison de la transpiration mesurée (flux de sève) et estimée à partir de la formule de Penman-Monteith (MP) et du modèle de conductance de couvert journalier (validation du modèle sur l'année 1991).

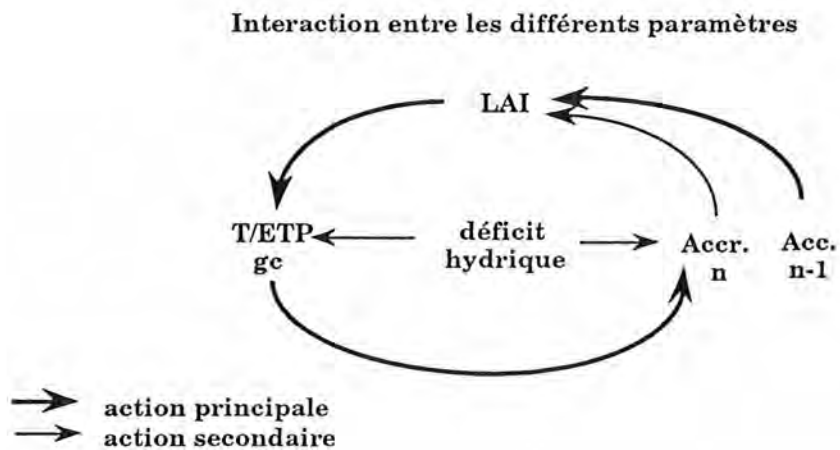


Figure 34 : Schéma synthétique des interactions entre les différents paramètres étudiés à l'échelle du peuplement. Ces relations ont été établies à partir des 5 années de mesures, par corrélation directe entre facteurs (action principale) et par corrélation des résidus (action secondaire). LAI : indice foliaire maximal mesuré par ramassage de litières, T/ETP : rapport entre transpiration et ETP cumulées sur la saison de végétation n, Acc. n : accroissement annuel en circonférence des plus gros arbres (> 400 mm), Acc. n-1 : accroissement annuel en circonférence des plus gros arbres (> 400 mm) au cours de la saison précédente, déficit hydrique : somme des écarts journaliers entre la fraction de réserve du sol disponible et la valeur de 0.4 REW.

La même démarche peut être conduite au pas de temps journalier, afin de construire un modèle de transpiration maximale à partir d'une formulation de g_c et de l'équation de Penman-Monteith. L'objectif de cette modélisation journalière de la transpiration n'est plus de décomposer les mécanismes gouvernant la transpiration mais d'aboutir à une formulation de la transpiration opérationnelle dans un modèle de bilan hydrique. Dans cette optique et à cette échelle de temps, la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW) apparaît être un descripteur du dessèchement mieux adapté que le potentiel de base, qui n'est pas utilisable en routine. Nous avons donc établi une relation entre les REW calculées à partir des mesures d'humidité du sol à la sonde à neutrons et le rapport g_c/g_{cmax} en regroupant des mesures dans les traitements témoin et sec, afin de couvrir une large gamme de REW. La formulation complète de ce modèle journalier, établi à partir des données observées en 1990, est la suivante :

$$g_c = g_{c_{max}} \cdot f(\text{REW}) \cdot f(\text{LAI}) \text{ avec } g_{c_{max}} = f(\text{dsat}, R_g)$$

$$\text{où : } g_{c_{max}} = [R_g / (R_g + 0.74)] * [3.54 - 1.15 * \text{Ln}(\text{dsat})] \quad r^2 = 0.86$$

$$f(\text{REW}) = 1.01 + 0.577 * \text{Log}_{10}(\text{REW}) \quad r^2 = 0.77$$

$$f(\text{LAI}) = 0.376 + 0.996 * \text{Log}_{10}(\text{LAI}) \quad r^2 = 0.75$$

$$\text{avec : } g_{c_{max}} \text{ en cm.s}^{-1}, R_g \text{ en kJ.cm}^{-2}, \text{dsat en hPa.}$$

Nous remarquerons que les fonctions de LAI et de REW sont très voisines de celles établies au pas de temps semi-horaire.

Cette expression de la conductance du couvert a ensuite été utilisée pour calculer une transpiration journalière à partir de la formule de Penman-Monteith. La validation a été effectuée sur la saison 1991. La transpiration estimée représente bien la transpiration mesurée (**figure 33**), d'autant plus que REW a été extrapolé entre deux mesures successives de sonde à neutrons. Dans le traitement sec, la surestimation du modèle, déjà mentionnée dans le modèle semi-horaire, a été retrouvée.

(2.4) Interactions LAI, T/ETP, sécheresse et croissance

L'analyse du rapport T/ETP a montré que le LAI et les conditions climatiques de l'année (en particulier le déficit hydrique) régissent les variations inter-annuelles de transpiration. Sans prétendre aboutir à un modèle intégré statistiquement solide, en particulier en raison du nombre restreint d'années, nous avons cherché (1) à corrélérer la croissance avec ces 3 facteurs et (2) à expliquer les fluctuations inter-annuelles d'indice foliaire. On se reportera aussi utilement au tableau IV de la publication 3, qui synthétise les interactions entre ces paramètres dans le cas de l'éclaircie. Une assez bonne corrélation ($r^2 = 0.79$) existe entre LAI et accroissement de l'année précédente, les résidus étant corrélés ($r^2 = 0.64$) à l'accroissement de l'année (**figure 34**). Ceci implique la prise en compte d'effets directs tels que le nombre de vagues de croissance et d'arrière-effets dans l'analyse du déterminisme des variations inter-annuelles d'indice foliaire.

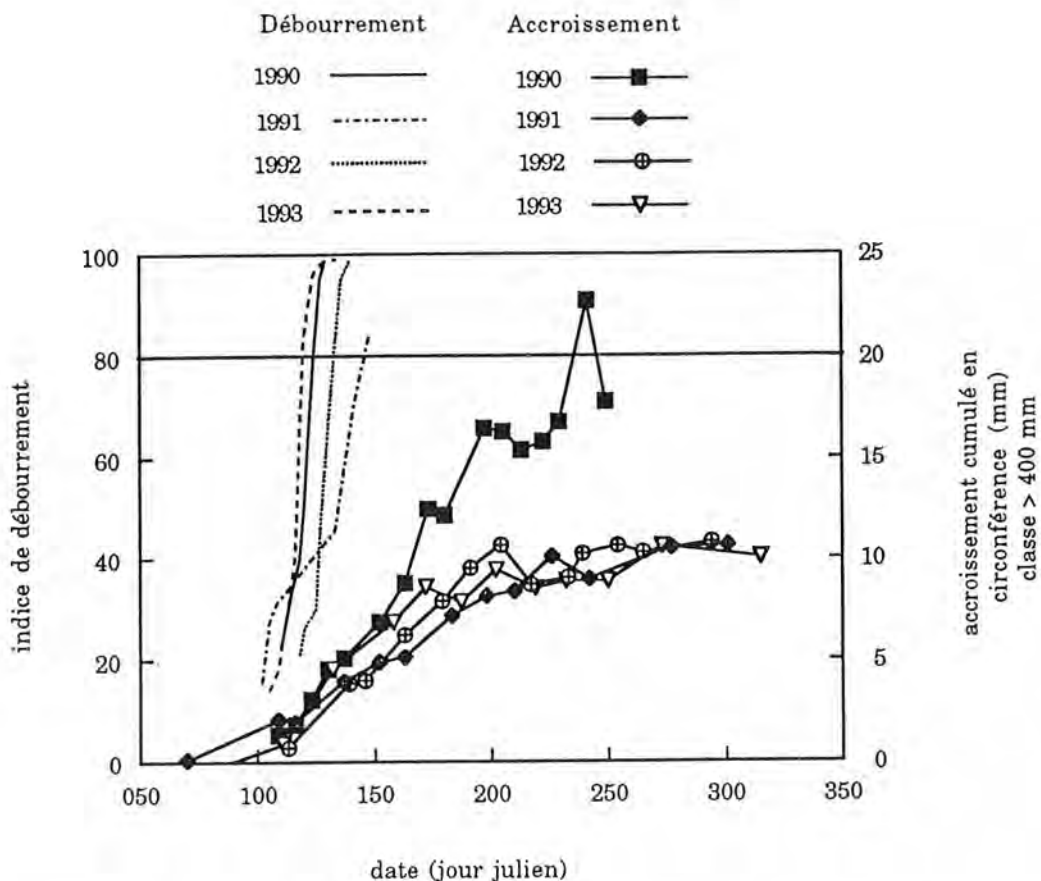


Figure 35 : Evolution du développement des bourgeons et de la croissance en circonférence chez le chêne sessile au stade perchis. La note 80 correspond au début de feuillaison et à la reprise de la transpiration.

Traitement	Année	début feuillaison	stabilisation du LAI
Témoin	1990	28%	61%
	1991	55%	88%
	1992	36%	61%
	1993	55%	69%
	moyenne	43%	70%
Eclairci	1992	23%	58%
	1993	17%	54%
	moyenne	20%	56%

Tableau 13 : Pourcentage de l'accroissement moyen annuel en circonférence des arbres les plus gros (>400 mm) atteint au début de la feuillaison (stade 80%) et lors de la stabilisation de l'indice foliaire (LAI)

La dynamique saisonnière de reprise de croissance, de développement des bourgeons et de mise en place de l'indice foliaire, permet de comprendre l'importance des conditions climatiques de l'année précédente. Nous avons déjà signalé l'effet direct de la sécheresse qui se traduit par des arrêts de croissance en circonférence précoces l'année de la sécheresse (publications 3 et 4) et une réduction de l'expression du polycyclisme. La gelée tardive survenue au printemps 1991 a également affecté directement la croissance, en particulier dans la classe dominante, en diminuant la vitesse de croissance. Ce résultat a déjà été cité pour diverses espèces feuillues (chêne, hêtre, hickory) dans le Kentucky (Liu et Muller, 1993). La réduction de croissance induite par la sécheresse résulte d'une régulation de photosynthèse (transpiration et assimilation de CO₂) et entraîne une diminution des réserves carbonées. Or, il apparaît clairement que la reprise de croissance cambiale au printemps suivant précède le début de feuillaison (**figure 35**), et mobilise donc les réserves de l'année n-1. Nous avons ainsi estimé que 43% de la croissance annuelle était accomplie lorsque la feuillaison débutait et que la transpiration reprenait (**tableau 13**). Par la suite, le taux de croissance se maintient, bien que LAI ne soit pas maximal. La croissance intra-annuelle du chêne est ainsi fortement conditionnée par l'année précédente, puisqu'elle commence avant la feuillaison. Les dates d'initiation de croissance et de feuillaison, estimées par extrapolation des courbes, sont pratiquement simultanées (début avril). Une augmentation des teneurs en substances auxiniques endogènes dans les bourgeons de chênes a d'ailleurs été observée dès le mois de février (Lavarenne-Allary 1965, Longman et Coutts, 1974, Wignall et Browning, 1988). Dans cette même idée, Huber (1982), montre qu'une défoliation complète au printemps, juste après débourrement (attaque de Hannetons) n'affecte ni la proportion des vaisseaux du bois initial, ni son accroissement, mais que l'accroissement du bois final est moindre. La réactivation du cambium apparaît donc indépendante de celle des bourgeons, conformément à l'hypothèse avancée par Lachaud et Bonnemain (1981). Lachaud et Mansouri (1993) décrivent ce même comportement chez l'alisier torminal et Boutin (1985) chez le châtaignier, tous deux bois à zone poreuse comme le chêne. Au contraire chez le hêtre (espèce à pores diffus), Muller (1993) observe clairement que la reprise de croissance succède au débourrement. Ces comportements différents entre bois à zone poreuse et bois à pores diffus illustrent des fonctionnements hydrauliques différents. En effet, nous avons montré que les gros vaisseaux de chêne étaient très sensibles à l'embolie hivernale (publications 2 et 6), et que seuls les cernes des années les plus récentes étaient fonctionnels en conditions normales, c'est-à-dire en dehors de blessures pouvant réactiver certains éléments conducteurs (trachéides et petits vaisseaux) des cernes plus anciens (publication 5). Lors de la reprise d'activité au printemps, une nouvelle assise de cellules conductrices doit être formée avant que les feuilles n'apparaissent pour assurer leur alimentation hydrique (Essiamah et Eschrich, 1986). Cet impératif n'existe pas chez les espèces à pores diffus (Erable, Hêtre, Bouleau) dont les vaisseaux semblent fonctionnels plusieurs années (Essiamah et Eschrich, 1986, Gasson, 1987, Anfodillo *et al.*, 1993). La reprise de croissance avant la reprise de la photosynthèse implique donc une consommation des

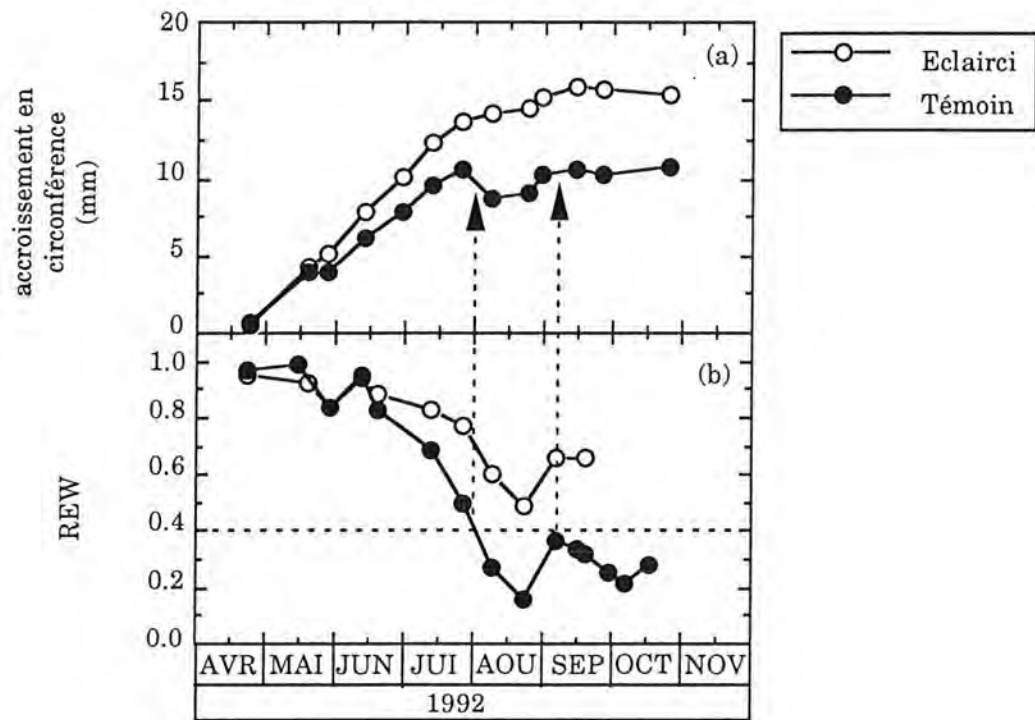


Figure 36 : Exemple d'évolutions saisonnières (a) de croissance cumulée en circonférence pour un échantillon de chênes témoins ou éclaircis de circonférence initiale supérieure à 400 mm et (b) de la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW). Les flèches délimitent la période de déficit hydrique du témoin ($REW < 0.4$).

réserves accumulées lors de la saison précédente. Le retard de débourrement des arbres stressés illustre bien ce déficit de réserves induit par les réductions (voire même arrêt complet) de croissance. Wang *et al.* (1992) soulignent la corrélation très significative qui existe entre la perte de conductivité hydraulique induite en hiver et la date de débourrement pour un grand nombre d'espèces feuillues. En particulier, ces auteurs mettent en évidence la précocité de phénologie des espèces à pores diffus dont la conductance hydraulique est moins affectée par l'hiver que celle des bois à zone poreuse. Ces travaux confirment donc également la dépendance fonctionnelle de la phénologie foliaire avec les relations hydriques de l'arbre.

Enfin, un autre aspect lié à la croissance intra-annuelle concerne l'effet du déficit hydrique estival. En effet, les courbes d'accroissement cumulé en circonférence des arbres témoins ont souvent montré des phénomènes de rétraction au cours de l'été, alors que ceux-ci n'apparaissaient pas sur les arbres éclaircis (publication 3, *figure 10*). La période de rétraction correspond exactement à la période pendant laquelle la fraction disponible de la réserve hydrique du sol est inférieure à 0.4 (**figure 36**). Il n'est pas possible à ce niveau d'approche de distinguer la contribution respective de phénomènes passifs de déshydratation des tissus corticaux et de phénomènes actifs de mobilisation d'eau des tissus "réservoirs" (aubier). Ces deux hypothèses peuvent être impliquées et sont cohérentes avec la réversibilité des retractions après une période pluvieuse.

(3) - Bilan hydrique

L'analyse détaillée de la transpiration du peuplement a permis de quantifier ses variations annuelles et inter-annuelles, en fonction de la demande climatique (ETP), de la sécheresse édaphique et de l'indice foliaire. Ces fluctuations de transpiration et le régime pluviométrique se traduisent par des variations de stock d'eau dans le sol (ΔS), bilan des entrées et des sorties d'eau dans le sol. La dynamique de ces variations du stock hydrique du sol a été appréhendée de trois manières : (1) **mesures** directes périodiques de réserve en eau du sol à la sonde à neutrons, (2) **inter-validation** entre les différentes mesures : variation de stock d'eau, flux de sève et interception des précipitations et enfin (3) **modélisation** développée à partir de nos résultats expérimentaux et utilisant des données climatiques journalières.

L'évolution de la réserve en eau du sol a été mesurée au cours de 5 saisons de végétation à la sonde à neutrons, dans les différentes modalités expérimentales (sec, témoin, irrigué, éclairci). L'analyse de profils hydriques répartis spatialement sur la parcelle et dans le temps entre les saisons et les années a permis la détermination précise *in situ* de la réserve utile (RU) du sol (Chassagneux et Choissnel, 1986). Cette approche s'est montrée plus fine qu'une détermination théorique à partir des courbes de rétention, même établies dans les meilleures conditions au laboratoire sur mottes ou *in situ* (Bréda *et al.*, 1994), qui ne permettaient pas la prise en compte suffisamment fine des propriétés hydrodynamiques de tous les horizons du sol. Il était de plus audacieux de définir *a priori* la profondeur maximale de prélèvement par les arbres. Enfin, les différentes sécheresses expérimentales permettaient grâce à leur intensité et à leur reproductibilité d'observer un profil de dessèchement maximal. La valeur de déstockage du sol correspondant au profil de dessèchement maximum a permis d'estimer *in situ* la réserve maximale disponible pour les arbres à 160 mm sur l'ensemble du profil (0-260 cm). Les potentiels hydriques du sol mesurés sont alors compris entre -1.8 et -2.5 MPa, soit inférieurs à la valeur agronomique théorique de -1.6 MPa. Les résultats sont ici présentés sous forme de fraction d'eau disponible (REW), calculée par la relation $REW = (R - R_{\min}) / RU$, où R est la réserve hydrique du sol à une date donnée, R_{\min} la réserve minimale observée dans les traitements secs. Le profil minimum d'humidité correspondant à R_{\min} a été retrouvé identique au cours des 4 sécheresses expérimentales, et peut être considéré comme un profil de dessèchement extrême, au-delà duquel l'alimentation en eau de l'arbre ne se fait plus que par remontées capillaires. La réserve utile (RU) observée au dessèchement maximal est de 165 mm pour une épaisseur de sol de 260 mm et de 130 mm pour 140 cm (publication 4).

(3.1) Les mesures neutroniques de profils dépassant la zone de prospection racinaire (2.60 m) ont montré que les variations de stock se manifestaient jusqu'à 2 m de profondeur, et ont ainsi fourni une estimation indirecte de la profondeur d'enracinement (publication 4). Les observations *in situ* de l'enracinement (jusqu'à 1.60 m), et les dosages isotopiques d'oxygène-

18 dans l'eau du sol et du bois d'aubier des arbres (**annexe 5**) ont confirmé ces possibilités de prélèvements profonds (Dreyer *et al.*, 1993, Bréda *et al.*, 1992). Les dynamiques de dessèchement et de réhumectation du sol, la répartition des racines le long du profil, et le profil pédologique du sol ont montré un fonctionnement en deux réservoirs indépendants séparés par l'horizon d'accumulation d'argile (publication 4, Barataud, 1993).

(3.2) La réserve hydrique du sol a été calculée à la même fréquence que les mesures de sondes (décadaire), à partir du stock initial (Stock 0) mesuré à la sonde à neutrons en début de saison selon la formulation simplifiée du bilan hydrique suivante :

$$\text{Stock calculé} = \text{Stock 0} + \text{Psol} - \text{FS}$$

avec : Psol = pluie au sol mesurée pendant la période

FS = flux de sève cumulé sur la période, assimilé à la transpiration des arbres

Afin de prendre en compte le drainage en cas d'excès d'eau, la valeur de Stock 0 + Psol a été bornée à une valeur maximale de réserve observée en fin d'hiver, après drainage des excès d'eau. Les pluies au sol ont été mesurées par des réseaux de pluviomètres répartis dans les différents traitements.

(3.3) Un modèle climatique de bilan hydrique forestier est en cours de développement dans l'optique de fournir un outil à la fois opérationnel, c'est-à-dire dont les variables d'entrées sont d'accès facile, et prenant en compte le comportement écophysologique caractéristique de l'espèce forestière choisie (feuillue ou résineuse). Pour remplir ce double objectif, un pas de temps journalier a été retenu. Ce choix résulte d'un compromis entre un modèle décadaire qui peut masquer des épisodes de déficit hydrique courts mais suffisants pour affecter le fonctionnement hydrique du peuplement et un modèle horaire, permettant de descendre à un niveau d'explication fin ne se justifiant pas ici. Notre contribution au développement de ce modèle, présenté en **annexe 6**, se situe à plusieurs niveaux :

- analyser l'influence de sources différentes de données climatiques et proposer une uniformisation du calcul de l'ETP
- fournir les relations expérimentales utilisables en terme de fonction caractéristique de l'espèce chêne,
- calibrer le modèle dans l'état actuel de son développement à partir de nos mesures de réserve hydrique
- à partir de l'analyse des écarts modèle / mesures, critiquer ou valider les hypothèses et proposer des améliorations de certaines fonctions.

Nous présenterons ici uniquement la partie calibration pour le chêne, qui permet d'intégrer une part importante de nos résultats et d'en montrer la finalité.

Année	In %	LAI	équation	r ²	n pluies
1990 Témoin	20	5.6	Psol = 0.80 * Pi + 0.13	0.93	15
1992 Témoin	23	4.9	Psol = 0.78 * Pi	0.99	22
1992 Eclairci	16	3.3	Psol = 0.84 * Pi	1.00	22
1993 Témoin	18	4.5	Psol = 0.85 * Pi - 0.64	0.98	37
1993 Eclairci	17	3.3	Psol = 0.87 * Pi - 0.56	0.99	37

Tableau 14 : Régressions entre pluie incidente (Pi) mesurée dans une trouée à proximité du dispositif et pluie au sol (Psol). Chaque mesure de pluie au sol est une moyenne des relevés de 49 pluviomètres en 1990 et 21 pluviomètres par traitement en 92 et 93. Le faible nombre d'épisodes pluvieux en 1991 n'a pas permis d'établir de régression significative. L'interception annuelle moyenne des précipitations (In%) a été calculée à partir du cumul de pluies incidentes et au sol. L'indice foliaire (LAI) de chaque traitement est rappelé.

Référence	Espèce	Densité (t/ha)	feuillé	défeuillé	annuel
Morozov ¹ (1926)	<i>Quercus sp</i>		21		
Bodeux ¹ (1954)	<i>Q. petraea</i>	2144			19.1
Ovington (1954)	<i>Q. petraea</i>	1010	35.5		
Carlisle <i>et al.</i> (1965)	<i>Q. petraea</i>	111	16.9	9.9	13.1
Schnock (1968)	<i>Q. robur</i>	146	18.3		
Thompson (1972)	<i>Q. robur</i>	taillis	45	20	
Aussenac <i>et al.</i> (1978)	<i>Q. petraea</i>	339	27.9	23.8	24.9
Aussenac <i>et al.</i> (1978)	<i>Q. petraea</i>	121	26.8	22.6	23.8
Aussenac <i>et al.</i> (1978)	<i>Q. petraea</i>	120	24.1	19.0	20.4
Aussenac <i>et al.</i> (1978)	<i>Q. petraea</i>	102	21.5	17.2	18.4
Riegler (1981)	<i>Quercus sp.</i>	mesure / 1 arbre	20.7		
Dolman (1987)	<i>Q. robur</i>		30	20	
Nizinski et Saugier (1988)	<i>Q. petraea</i>	182	34.4	22.4	28.8
Bréda (1994)	<i>Q. petraea</i>	3644	19.8	-	-
Bréda (1994)	<i>Q. petraea</i>	3252	18-23	-	-
Bréda (1994)	<i>Q. petraea</i>	3077	16-17	-	-

Tableau 15 : Interception en pourcentage des précipitations incidentes saisonnières et annuelles dans des peuplements de chênes de densités différentes (tige/hectare).

¹ : cité par Boulangeat (1978)

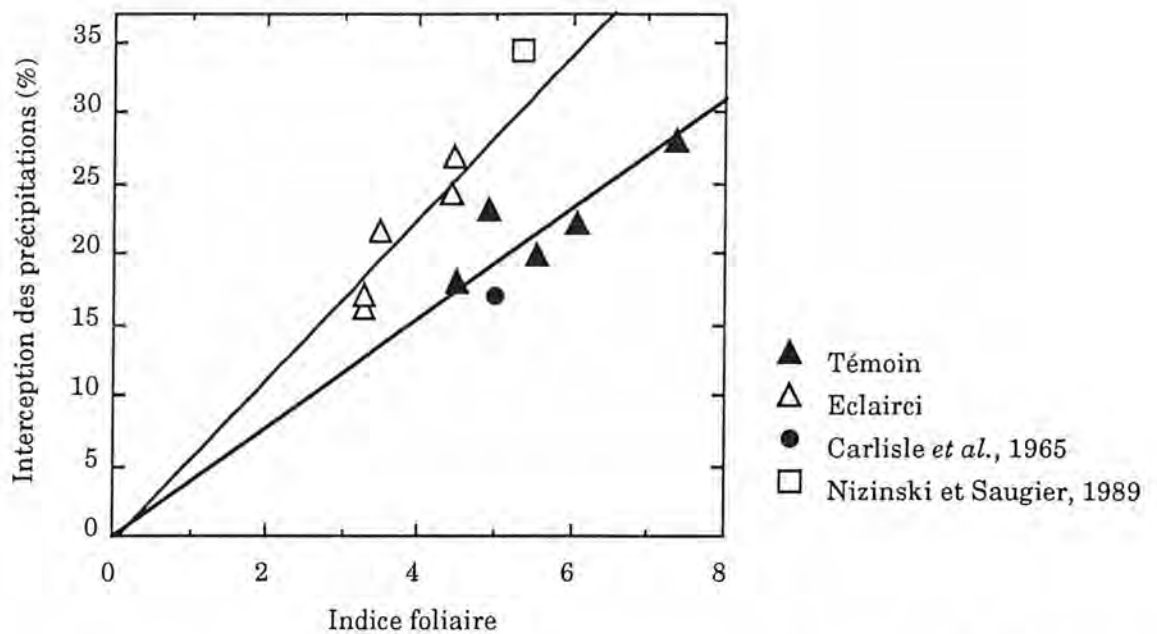


Figure 37 : Interception moyenne des précipitations au cours de la phénophase feuillée mesurée dans des peuplements de chêne (sessile ou pédonculé) d'indice foliaire (LAI) variable. D'après Carlisle *et al.*, 1965, Nizinski et Saugier, 1989, Aussenac 1975, Aussenac *et al.*, 1978 et nos mesures. Les indices foliaires ont été mesurés par ramassage de litières, sauf dans le travail d'Aussenac où ils ont été estimés à partir de mesures d'interception du rayonnement global. Les régressions forcées par l'origine sont tracées pour chaque structure de couvert (données Aussenac et présent travail uniquement) :

Témoin :	$In (\%) = 3.72 * LAI$	$R^2 = 0.95$
Eclairci :	$In (\%) = 5.72 * LAI$	$R^2 = 0.97$

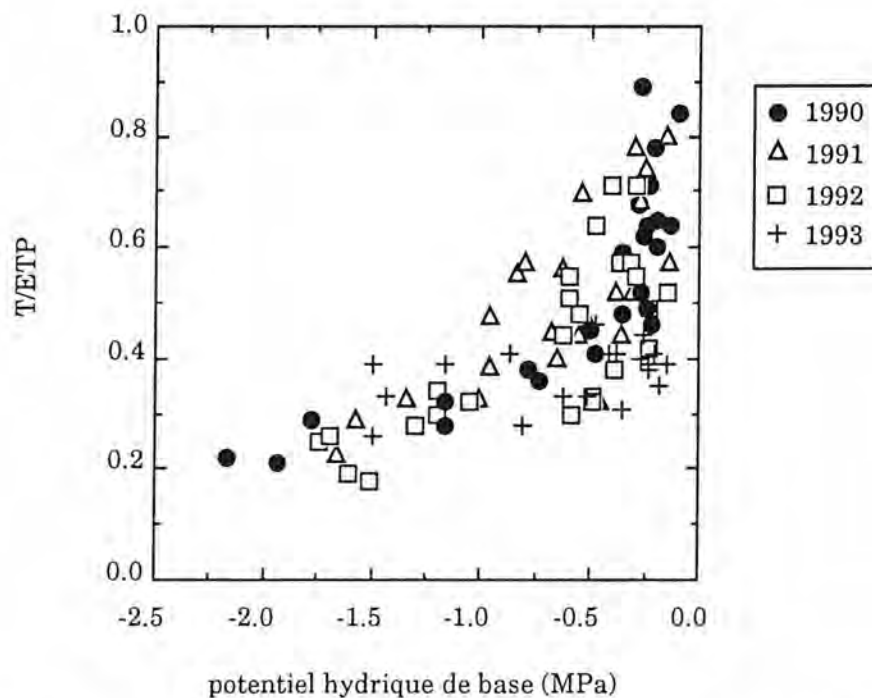


Figure 38 : Evolution du rapport T/ETP en fonction du potentiel hydrique de base. Les symboles distinguent les années. Les différents traitements n'ont pas été distingués (données de traitements témoin, irrigué, sec et éclairci).

(a) Fonction interception et interception moyenne sur la saison

Nos mesures ont permis d'établir une relation linéaire entre pluies au sol et intensité de la pluie incidente pour une gamme de 0 à 20 mm, dont l'ordonnée à l'origine est proche de zéro (**tableau 14**). L'indice foliaire du peuplement étant variable entre les années, les données n'ont pas été regroupées. L'interception calculée sur le cumul de pluie au cours de la période d'indice foliaire maximal représente de 17 à 23% de la pluie incidente. Une partie de ces variations inter-annuelles d'interceptions sont aussi dues au régime pluviométrique de la saison (pluies orageuses ou pluies fines continues). Différents travaux réalisés sur le chêne, souvent dans des peuplements plus âgés et moins denses, indiquent des interceptions pendant la phénophase feuillée variant de 17% (Carlisle, 1965) à 34.4% (Nizinski et Saugier, 1988b) (**tableau 15**). Toutefois, aucune relation n'apparaît entre densité du peuplement et interception, probablement en raison de la nature très diverse des couverts. Aussenac et Boulangeat (1980) notent que l'interception varie peu avec la densité, dès lors que le couvert est fermé.

La géométrie du couvert et la répartition des trouées est mieux reflétée par l'indice foliaire du peuplement que par sa densité. Nos données regroupées avec celles d'Aussenac (1975) et Aussenac *et al.* (1978) montrent une augmentation linéaire de l'interception moyenne (période feuillée) avec le LAI (**figure 37**). L'influence de la structure du couvert sur l'interception se traduit par une pente plus faible dans les traitements témoins à couvert fermé. Pour un indice foliaire donné, l'interception est plus forte dans les couverts ouverts, où le mouillage des couronnes est facilité et l'évaporation de l'eau interceptée est plus rapide (Aussenac *et al.*, 1982). L'indice foliaire apparaît donc comme un critère de choix pour organiser les mesures d'interception de peuplements d'âge, de densité et de structure divers.

Nous n'avons pas suffisamment de mesures d'interception des précipitations au cours de la mise en place de l'indice foliaire pour proposer une relation caractérisant l'augmentation de l'interception au printemps. Toutefois, d'après les relations ci-dessus et en absence d'information sur l'évolution de la mouillabilité des feuilles au cours de leur maturation, il semble raisonnable de penser que l'interception augmente de façon linéaire au cours de la feuillaison.

(b) Fonctions transpiration et déficit hydrique

L'analyse de la transpiration et de sa réduction lors d'épisodes de déficit hydrique naturel ou imposé expérimentalement a permis d'établir une relation entre le rapport T/ETP et le potentiel hydrique de base (publication 1, **figure 6**, **figure 38**). La forte variabilité observée lorsque le potentiel de base est encore élevé (0 à -0.25 MPa) montre qu'en condition d'alimentation hydrique optimale, les facteurs climatiques et l'indice foliaire du peuplement sont déterminants pour la transpiration maximale. Ainsi, on retrouve par exemple les valeurs de 1993 nettement en-dessous de l'enveloppe générale de la relation. Lorsque la sécheresse

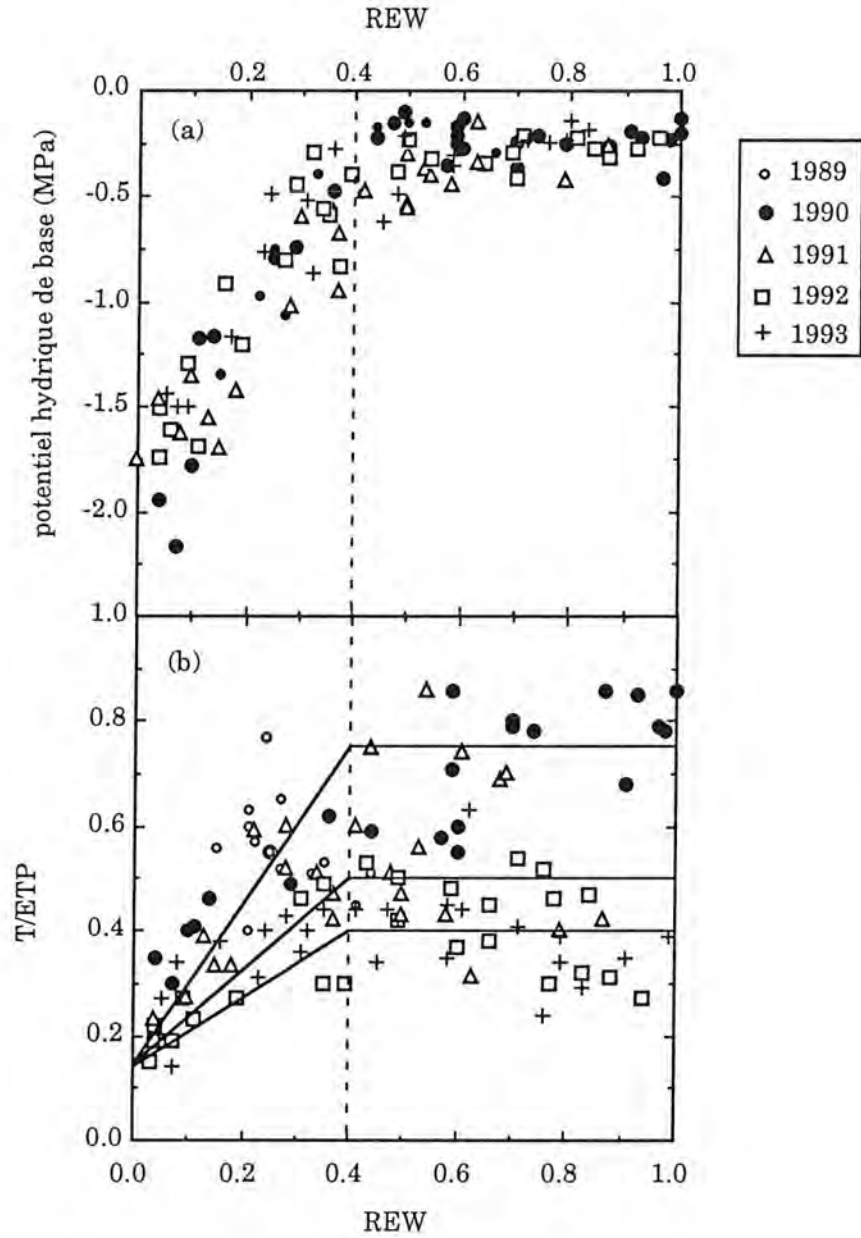


Figure 39 : (a) Relation entre le potentiel hydrique de base et la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW). (b) Evolution du rapport T/ETP en fonction de REW. Pour $REW > 0.4$, le plateau correspond à la valeur moyenne du rapport T/ETP après stabilisation de l'indice foliaire. Tous les traitements (humide, témoin, éclairci, sec) étudiés de 1989 à 1993 sont reportés.

s'intensifie et que le potentiel de base décroît de -0.5 à -2.5 MPa, le rapport T/ETP diminue progressivement pour se maintenir à une valeur encore relativement élevée (0.2) au plus fort des dessèchements observés. A titre de comparaison, Lu (1992) observe chez l'épicéa un rapport T/ETP de 0.1 pour un potentiel de base de -1.2 MPa. La valeur de T/ETP significative à -2.0 MPa constitue une caractéristique de tolérance à la contrainte hydrique du chêne, déjà mentionnée à l'échelle de l'arbre.

Indépendamment des conditions climatiques et des caractéristiques phénologiques du peuplement, la relation entre potentiel hydrique de base et fraction extractible de la réserve utile (publication 4, *figure 9*, **figure 39a**) illustre l'évolution de l'équilibre hydrique sol-racine lorsque la sécheresse s'intensifie. La relation $\Psi_{wp}=f(\text{REW})$ présente en fait la même allure que les courbes de rétention hydrique du sol $\Psi_{\text{soil}}=f(\theta)$, et s'interprète exactement de la même manière (Barataud *et al.*, 1994) : le potentiel hydrique de l'arbre (ou, ce qui revient au même, du sol dans les horizons profonds, publication 4) varie peu tant que la réserve facilement utilisable ($\text{REW} > 0.4$) n'est pas épuisée (macroporosité non vidangée). La très bonne cohérence de ces approches indépendantes (comportement hydrodynamique du sol et indicateur écophysologique de l'équilibre hydrique sol-arbre) rassure quant à la pertinence du potentiel hydrique de base utilisé comme indicateur de l'état hydrique du sol. Cette relation n'est toutefois pas utilisable en terme de modélisation, mais constitue le terme de passage entre données expérimentales et fonction du modèle de bilan hydrique.

Les modèles de prédiction de la transpiration en fonction de la disponibilité en eau du sol utilisent classiquement des ajustements entre le rapport T/ETP et la réserve hydrique du sol (Saugier et Katerji, 1991, Biron, 1994) ou la fraction disponible de la réserve utile (Federer, 1979, Granier, 1987, Nizinski et Saugier, 1989). Dans le cas du chêne, nous avons retrouvé une relation de ce type : le rapport T/ETP reste constant et maximal (autour de 0.80) jusqu'au seuil de REW de 0.4 puis décroît de façon linéaire jusqu'à 0.2 (**figure 39b**). Rappelons que ce seuil de 0.4 n'est pas une caractéristique spécifique (publication 4), et qu'il est retrouvé pour des espèces résineuses (Granier, 1987), tropicales (Dufrêne *et al.*, 1992) ou herbacées (Tardieu *et al.*, 1990). Dans nos conditions expérimentales, le rapport T/ETP n'atteint pas zéro au plus fort du dessèchement observé ayant servi à la définition de la réserve utile et donc de REW. On peut supposer que lorsque $\text{REW}=0$, des possibilités d'alimentation hydrique existent encore, grâce à des remontées capillaires non mesurées directement ici.

Les valeurs expérimentales de T/ETP optimal pour le chêne hors stress ont déjà été largement discutées. Rappelons seulement l'importance de l'indice foliaire dans cette définition du maximum, qui se traduit par un niveau différent du plateau dans la relation précédente $T/\text{ETP}=f(\text{REW})$ (voir **figure 39b**). Ainsi, pour les années 92 et 93 où l'indice foliaire était plus faible, le rapport T/ETP maximal se situait à un niveau inférieur (0.50 pour 92 et 0.40 en 1993).

Une représentation schématique du modèle de bilan hydrique qui rassemble les différentes fonctions décrites et leurs interactions est proposée **figure 40**.

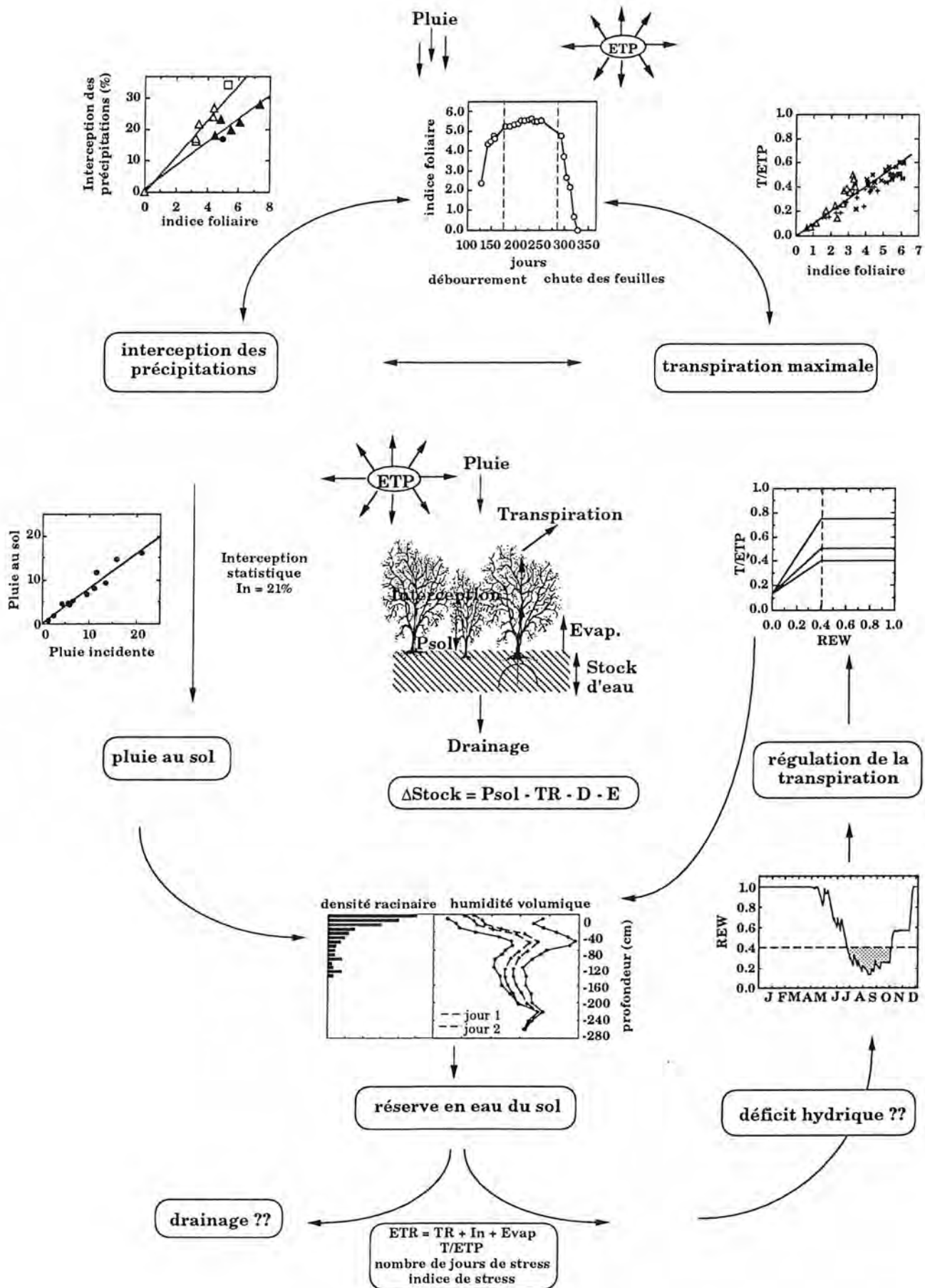


Figure 40 : Schéma général du modèle de bilan hydrique journalier de peuplement feuillu

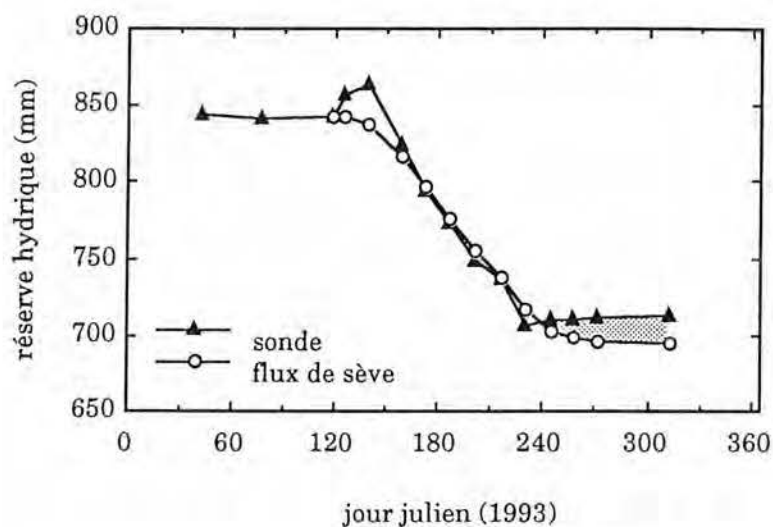


Figure 41 : Comparaison de l'évolution saisonnière de la réserve hydrique du sol (0-260 cm) mesurée à la sonde à neutrons et calculée à partir de la réserve initiale et des mesures de flux de sève dans le traitement sec. La zone grisée correspond à des remontées capillaires.

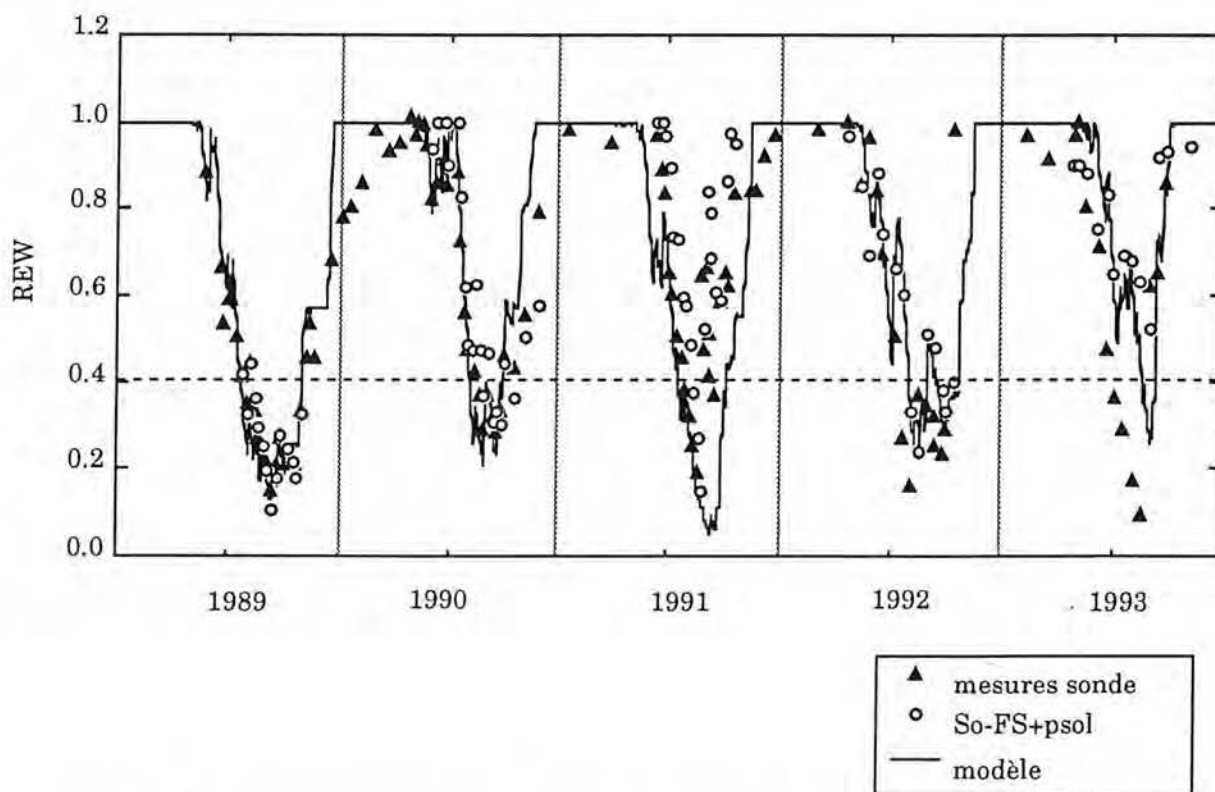


Figure 42 : Evolutions saisonnières de la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW) pour une réserve utile de 160 mm (1) mesurée à la sonde à neutrons (triangles), (2) calculée à partir des mesures de pluie au sol et de flux de sève (ronds), (3) prédite par le modèle de bilan hydrique journalier (trait continu) (données météorologiques du poste d'Amance, modèle de transpiration Penman-Monteith, interception des précipitations = 21%).

(c) Comparaison des évolutions de réserve mesurées et modélisées

La confrontation des trois approches permet de remplir le double objectif suivant : (1) valider les techniques du flux de sève et de la sonde à neutrons (2) vérifier si le bilan hydrique est bouclé ; dans le cas contraire, certaines des hypothèses du modèle seront remises en cause.

La comparaison des évolutions de réserves hydriques mesurées à la sonde à neutrons et calculées à partir des mesures de flux de sève et de pluie au sol ont fourni à l'échelle saisonnière des résultats très voisins (écarts de 1 à 12%, publication 1, *tableau 1*). Cette bonne cohérence globale confirme la validité de l'estimation de transpiration à l'échelle du plateau échantillonné par les tubes de sonde à neutrons. L'analyse des évolutions saisonnières des réserves dans les traitements secs montre que la réserve calculée au maximum de dessèchement est systématiquement plus faible que celle mesurée à la sonde (exemple **figure 41**). A ce moment, la réserve du sol ne décroît plus, alors que les arbres maintiennent une transpiration significative (20% de l'ETP). L'alimentation hydrique des chênes est alors probablement assurée par des remontées capillaires, dont l'importance quantitative a été estimée par différence entre les réserves observée et calculée à 1 à 1.5 mm/jour à partir de la mi-août (publication 4). Ces ordres de grandeurs sont cohérents avec les valeurs de 1 mm/jour estimées par Tardieu *et al.* (1990) sur sol argilo-limoneux profond à partir de mi-juillet. Ibrahim (1979) a mesuré des flux de 1.4 à 1.9 mm/jour par sur sol sableux à forte conductivité hydraulique, avec un maximum pouvant atteindre 3.6 mm/jour. Des valeurs plus faibles (0.5 mm/jour) ont été mesurées par Aussenac *et al.* (1984) sur sol argileux. Les observations de Bouten *et al.* (1992) dans un peuplement de chêne de 100 ans, sur sol sablo-limoneux développé sur un boulder argileux ont également montré qu'une alimentation hydrique exclusivement à partir de remontées capillaires depuis les horizons argileux pouvait permettre le maintien de transpirations relativement élevées.

Le modèle climatique a été paramétré à partir de nos données expérimentales obtenues en 1990 pour un LAI de 5.56 : $T/ETP=0.75$, $T_{max}=3.5 \text{ mm.j}^{-1}$, $RU=160 \text{ mm}$, $I_n=21\%P_i$ pour $P_i < 20 \text{ mm}$, $I_n = 4.2 \text{ mm}$ pour $P_i > 20 \text{ mm}$. Les dates moyennes de débourrement et de chute des feuilles ont été fixées respectivement aux jours 122 et 300. Les mesures de fraction disponible de la réserve (REW) sont très bien ajustées avec le modèle de bilan hydrique en 1989 et 1990 (**figure 42**). Un déphasage apparaît à la réhydratation hivernale, les mesures montrant une reconstitution de la réserve plus lente que ne le prédit le modèle. La mauvaise prise en compte des excès d'eau par le modèle (fonction drainage) ou/et un problème de mesure lié à la méthodologie neutronique en phase de réhydratation peuvent être impliqués. De plus, la relation entre T/ETP et REW a été établie en régime de dessèchement, et ne prend pas en compte l'hystérésis qui apparaît en période de réhydratation : la transpiration augmente

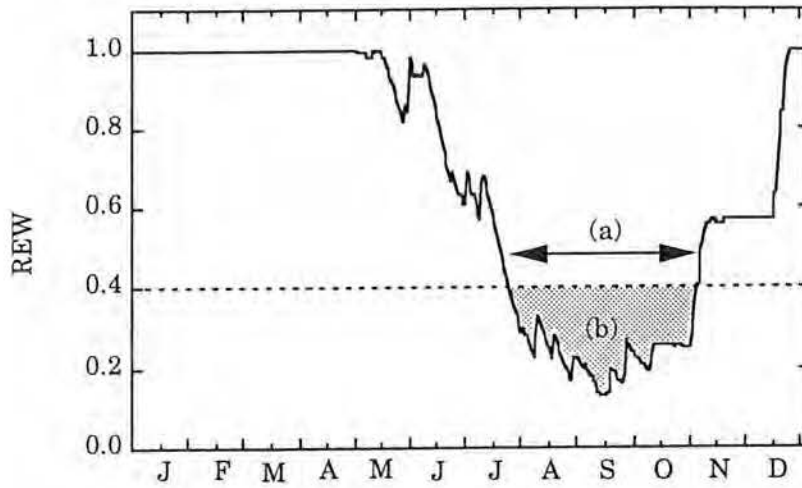


Figure 43 : Exemple d'évolution de la fraction disponible de la réserve (REW) calculée par le modèle de bilan hydrique sur l'année 1989. La simulation a été faite dans le cas d'un peuplement de chêne, avec une hypothèse de réserve utile de 160 mm et à partir des données climatiques du poste météorologique d'Amance. La définition des indices de stress proposés par le modèle est schématisés : (a) nombre de jours où REW est inférieur à 0.4, (b) : surface cumulée située en-dessous du seuil de 0.4.

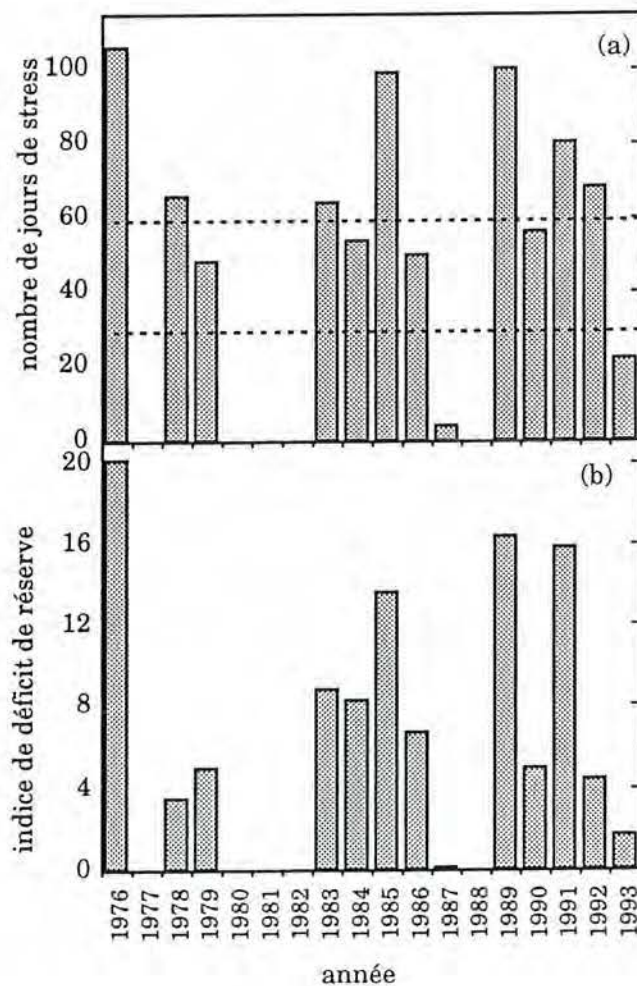


Figure 44 : Comparaison inter-annuelle (a) du nombre de jours de stress et (b) de l'indice de stress présentés sur la figure précédente.
 Hypothèses : Cas du chêne
 Réserve utile : 160 mm
 $T/ETP = 0.75$
 Données météo : Amance.

nettement avant que REW ne récupère un niveau élevé, les pluies constituant une réserve très facilement disponible pour les arbres. En 1991, la réserve modélisée diminue plus tôt au printemps que la réserve mesurée, en raison du décalage phénologique induit par la gelée tardive par rapport à la date moyenne de débourrement (**figure 4a**). Les arrosages manuels du plateau expérimental ont ensuite provoqué une remontée de la réserve mesurée non prise en compte par le modèle. Des écarts plus importants ont été observés en 1993, année au cours de laquelle des excès d'eau importants ont été enregistrés ; ces écarts peuvent être attribués à (1) la mauvaise prise en compte des drainages dans le calcul de réserve, (2) l'erreur de mesure des réhydratations par la sonde à neutrons (en partie due au gonflement des argiles) et (3) à la réduction d'indice foliaire et/ou à la transpiration du sous-étage, le peuplement n'ayant pas été nettoyé cette année-là.

Le modèle de bilan hydrique présenté ici, utilisé sur une longue série climatique, permet de comparer des années (ou des mois, des sorties mensuelles sont possibles) dont les caractéristiques de régime hydrique peuvent être contrastées. Pour cela, des indices de déficit hydrique sont définis, par exemple par un seuil de REW. Nous avons montré précédemment que le seuil de 0.4 représentait un niveau critique intéressant en dessous duquel la transpiration était affectée. La **figure 43** illustre la signification de deux de ces indices. On montre à partir de cette simulation sur une période de 17 ans (1976 à 1993, **figure 44**), que 11 années ont présenté un mois de "stress hydrique" (65%) et 7 années ont présenté deux mois de contrainte (41%). Ce type de représentation souligne, s'il était encore nécessaire, la probabilité élevée d'occurrence d'une contrainte hydrique.

(d) Limites et améliorations possibles du modèle de bilan hydrique

Le modèle de bilan hydrique a été calibré en régime de dessèchement sur nos données expérimentales pour un peuplement de chêne de fort indice foliaire (5.5). La prédiction des variations de la réserve hydrique disponible du sol jour après jour est parfaitement cohérente avec les mesures directes, sauf en conditions d'excès d'eau. La difficulté d'une bonne prise en compte des drainages et de l'hystérésis à la réhydratation a également été soulevée par Nizinski et Saugier (1989). Dans notre cas, les divergences observées sont dues à la fois à une fonction drainage assez simpliste dans le modèle et à un problème méthodologique de sous-estimation des réserves à la sonde à neutrons lors des épisodes de réhydratation, phénomène également rapporté par Vauclin et Vachaud (1978) (voir aussi **annexe 3**). Haverkamp *et al.* (1984) et Carrijo *et al.* (1992) soulignent par ailleurs la difficulté d'estimation précise de l'évapotranspiration à partir de mesures d'humidité neutronique en raison de la forte variabilité spatiale des phénomènes de drainage. Enfin, la confrontation inter-annuelle des réserves modélisées et mesurées a permis de mettre en évidence l'impact d'une feuillaison tardive ou de la réduction de l'indice foliaire du peuplement.

Figure 45 : Sous-module transpiration (modèle de Penman-Monteith) intégré dans le modèle de bilan hydrique présenté figure 40.

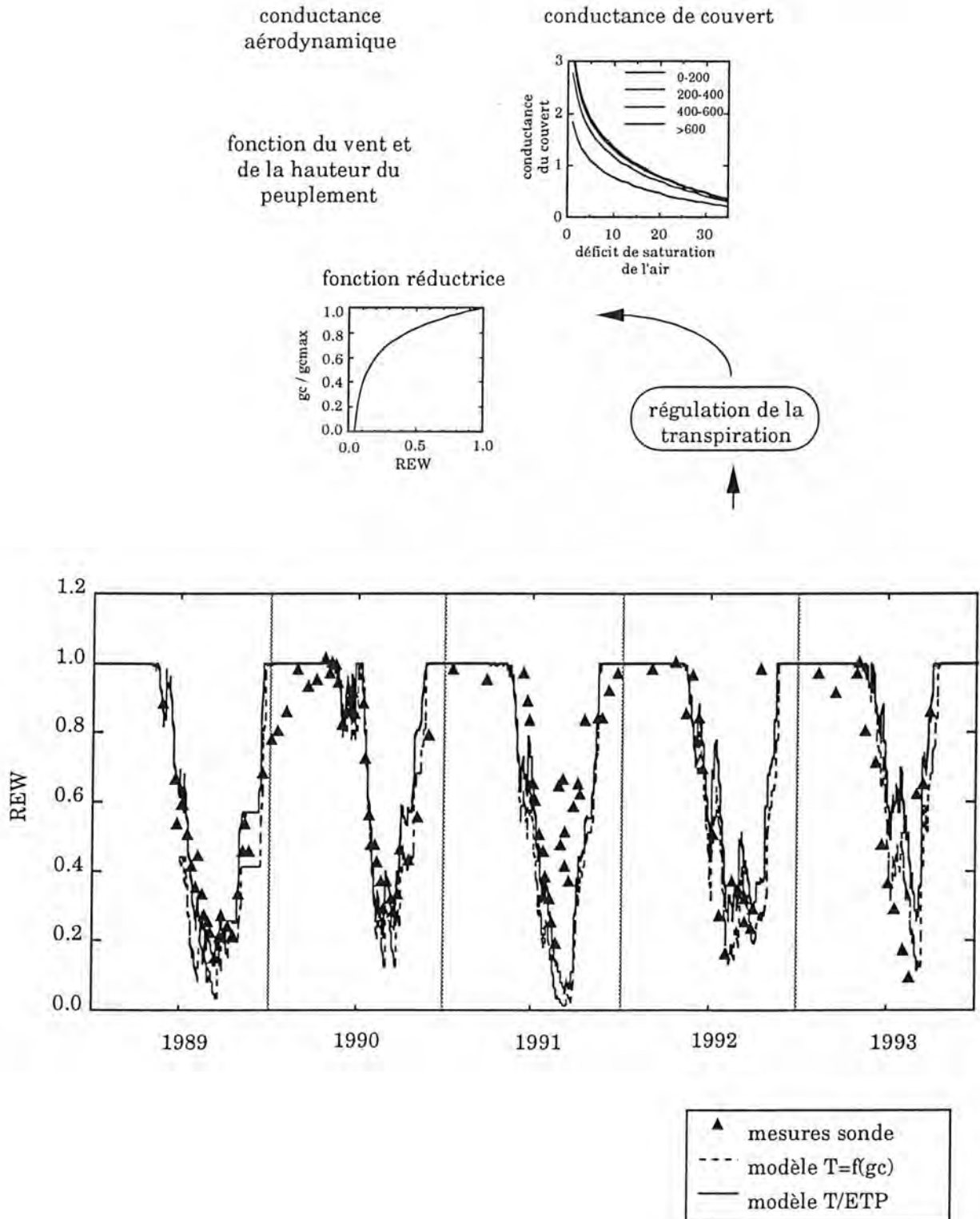


Figure 46 : Comparaison des évolutions de la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW) prédites par le modèle de bilan hydrique utilisant soit la relation T/ETP soit le modèle journalier de transpiration (Conductance de couvert). L'évolution de REW mesurée par la sonde à neutrons est reportée. La réserve utile du sol est de 160 mm.

Une sous-estimation de l'interception des précipitations pourrait être une source de biais lors des années pluvieuses. Pour affiner cette fonction, nous avons testé un modèle horaire d'interception des précipitations (Rutter *et al.*, 1972a et b). S'il complique beaucoup le modèle de bilan hydrique, il n'améliore pas la qualité des régressions entre réserves modélisée et mesurée ; à ce niveau d'approche, une interception statistique moyenne s'est avérée suffisante.

S'intéressant essentiellement aux effets de sécheresse, nous n'avons pas pris en compte les mesures réalisées en phase de réhydratation dans la relation $T/ETP=f(REW)$. Toutefois, nous avons observé que des apports d'eau en cours de saison ne permettent pas une restauration de REW sur tout le profil, mais suffisent à augmenter la transpiration ; ceci se traduit par une hystérésis dans le relation $T/ETP=f(REW)$ lorsque REW est calculé sur le profil total de sol. Cette hystérésis pourrait d'ailleurs être prise en compte par le modèle, en définissant deux relations $T/ETP =f(REW)$, en dessèchement et en réhydratation. Tout en respectant l'objectif "opérationnel" du modèle, une gestion de l'eau du sol en deux compartiments (Chassagneux et Choissnel, 1986) pourrait améliorer les performances du modèle. Un compartiment de surface, constituant une réserve d'eau facilement utilisable par les arbres et rapidement reconstituée par les précipitations, permettrait en particulier de mieux prendre en compte les pluies survenant en cours de saison et le phénomène d'hystérésis décrit.

Enfin, nous avons intégré le modèle de transpiration journalier décrit dans le paragraphe 2.3 (**figure 45**), de manière à estimer la transpiration directement à partir des facteurs climatiques et de la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW). Ne disposant pas d'un modèle prédictif de LAI en cours de saison, la fonction de LAI a été fixée à 1. Pour prendre en compte les phases rapides d'augmentation et de diminution de la transpiration liées à la phénologie, la transpiration a été supposée varier de façon linéaire entre 0 et 1 pendant les 15 jours qui suivent le débourrement, puis entre 1 et 0 pendant les 15 jours qui précèdent la date de chute des feuilles. Ceci se justifie par la linéarité observée entre LAI et T/ETP (**figure 19**). La comparaison des variations de REW modélisée soit à partir du rapport T/ETP soit à partir du modèle de transpiration (intégrant lui-même le sous-modèle de conductance de couvert) montre en fin de compte peu de différences (**figure 46**). Ce résultat permet de conclure à des performances identiques des deux approches, bien que l'utilisation du modèle de transpiration soit plus proche des mécanismes de transfert d'eau.

La dernière étape pour aboutir à un modèle fonctionnel complètement intégré consisterait à inclure un sous-modèle d'indice foliaire, non seulement pour calculer ses variations au cours de la saison mais aussi pour prédire ses fluctuations inter-annuelles. Toutefois, cette amélioration nécessitant un travail considérable, ne se justifie pas à l'échelle

de temps du modèle à laquelle nous travaillons (puisque nous n'utilisons que les cumuls annuels ou mensuels). L'effort devra porter en priorité sur un fonctionnement à "deux réservoirs".

(4) - Discussion générale et perspectives

L'analyse du fonctionnement hydrique d'arbres adultes des deux espèces de chêne a montré un ensemble cohérent de caractères de tolérance à la sécheresse (transpiration, assimilation, régulation stomatique et vulnérabilité à la cavitation, système racinaire profond). Ceci confirme les résultats obtenus auparavant sur de jeunes plants (Aussenac et Lévy, 1983, Sculler, 1990, Epron *et al.*, 1993, Vivin *et al.* 1993), mais jamais encore sur des arbres adultes. Les chênes sessile et pédonculé se différencient peu en ce qui concerne leurs échanges gazeux, notamment leur transpiration. Leur régulation stomatique répond de la même façon à un dessèchement du sol et contribue en outre au maintien du potentiel hydrique foliaire juste à la limite du seuil critique de dysfonctionnement du xylème. Ainsi, le développement d'un taux d'embolie significatif (> 50%) n'intervient en conditions naturelles qu'après une sécheresse prolongée. L'implication de ces phénomènes de perte de conductivité du système conducteur reste donc très limitée dans la perte de conductance hydraulique totale du sol aux feuilles. Toutefois, la cavitation et l'embolie peuvent affecter de manière différentielle les deux espèces, la vigueur du chêne pédonculé étant théoriquement davantage menacée. C'est vraisemblablement ce qui interviendrait en peuplement pur. Dans le peuplement mélangé étudié, les chênes sessiles montrent une plus grande compétitivité que le chêne pédonculé, comme cela a pu être montré par des investigations dendroécologiques (Lévy *et al.*, 1992). D'un point de vue fonctionnel, les différences observées entre sessile et pédonculé s'interprètent dans notre étude davantage en terme de statut social entre les arbres que par une stratégie propre à l'espèce ; ainsi, de par sa position dominée dans le couvert, le chêne pédonculé transpire moins (publication 2) et son potentiel minimum chute moins rapidement que celui du sessile. En conséquence, les deux espèces atteignent des taux d'embolie voisins en fin de saison. Ainsi, au stade perchis, la hiérarchisation entre espèces est bien affirmée. Celle-ci pourrait refléter un affaiblissement progressif du pédonculé dans les jeunes stades consécutif à des dysfonctionnements récurrents du système conducteur. A terme, ce dernier sera probablement éliminé naturellement par la compétition.

L'étude d'enracinement a par ailleurs montré une densité racinaire significativement plus élevée chez le chêne pédonculé dans la partie de sol située au-dessus de l'horizon d'accumulation d'argile (publication 4). En dessous par contre, la densité d'enracinement du chêne sessile est plus forte, ce qui lui confère un avantage aux forts dessèchements, pendant lesquels l'essentiel de l'alimentation hydrique provient des couches profondes du sol. Ce résultat mérite d'être confirmé mais pourrait être un élément d'explication de la meilleure compétitivité du sessile au stade étudié et sur ce type de station.

Même si la conductance stomatique est fortement réduite par le dessèchement du sol, une transpiration et une assimilation significatives ont été mesurées au plus fort du stress

hydrique. Etant donné que la croissance en circonférence s'arrête assez tôt dans la saison (vers la mi-juillet), les produits de cette assimilation pourraient en partie être stockés puis être mobilisés au printemps. Nos observations phénologiques et dendrométriques ont montré que la reprise de croissance en circonférence du chêne précédait la mise en place de l'indice foliaire. Sachant de plus que le système conducteur est très vulnérable à l'embolie hivernale (publications 2 et 6), la mobilisation de réserves au printemps est impliquée à la fois dans la mise en place du système conducteur et dans le développement des bourgeons. Les retards au débourrement observés après des sécheresses récurrentes, ainsi que dans une certaine mesure les fluctuations d'indice foliaire vont en ce sens. Ces résultats justifient bien la prise en compte d'arrière-effets dans l'analyse inter-annuelle de la croissance du chêne dans les approches de type dendroécologique. Dans cette optique, le modèle de bilan hydrique développé dans ce travail pourra être appliqué à des séries climatiques longues ; les sorties pourront être utilisées soit comme variables explicatives de la croissance, soit pour simuler l'effet de changements climatiques globaux.

Le suivi dendrométrique réalisé dans le cadre de ce travail reste toutefois pour l'instant descriptif de la croissance intra-annuelle ; l'analyse de l'influence des facteurs climatiques sur celle-ci reste à faire, ainsi qu'une analyse plus fine de la croissance en cours de saison qui passera nécessairement par une observation du fonctionnement cambial. Enfin, une étude anatomique des tissus en croissance aussi bien du bois de printemps que du bois d'été compléterait utilement nos connaissances sur les voies de circulations de la sève brute dans le xylème (publication 5).

Les effets d'une éclaircie énergétique par le haut ont été quantifiés sur des bases écophysologiques, essentiellement hydriques. Nous avons montré que l'amélioration de la disponibilité en eau après éclaircie permettait une transpiration, une assimilation et une croissance soutenues tout au long de la saison.

Nous n'avons pas mis en évidence, à l'échelle de la parcelle, d'augmentation de l'indice foliaire entre la première et seconde saison après l'éclaircie. Pourtant, au vu de nos évolutions intra-annuelles de LAI, il semble que l'éclaircie ait favorisé l'expression du polycyclisme permettant une augmentation de LAI plus importante que dans le peuplement témoin. Ceci est à rapprocher de l'amélioration de la disponibilité en eau dans le sol, puisque nous avons par ailleurs observé que la sécheresse empêchait le développement de la seconde vague de croissance. A l'échelle de la parcelle, le rapport LAI/SA est comparable entre l'éclairci (0.31) et le témoin (0.32) en 1993 ; on retrouve bien d'ailleurs en 1993 une relation unique SF/SA par arbre. Dans la parcelle témoin, la diminution d'indice foliaire entre 1990 et 1993, pour un nombre de tiges constant, est donc corrélative à celle de la section d'aubier, ce qui semble confirmé au moins pour les 4 arbres étudiés par une réduction de largeur d'aubier observée sur carottes par rapport aux mesures de 1990.

Référence	Espèce	Méthode	Transpiration mm/an	Années d'étude
Rutter (1968)	<i>Q. sp</i>	bilan hydrique	400 à 550*	
Penka (1985)	<i>Q. robur</i>	bilan hydrique	405 à 448*	1973
Ambros (1978) (1)	<i>Q. robur</i>		250 à 320	
Aussenac et Granier (1979)	<i>Q. petraea</i> + <i>F. sylvatica</i>	bilan hydrique	254 à 300	
Roberts (1983) (1)	<i>Q. petraea</i>		320 à 327	
Nizinski et Saugier (1989)	<i>Q. petraea</i>	P-M + gs	241 à 340	1981 à 1983
Bouten <i>et al.</i> (1992)	<i>Q. robur</i>	modèle BH	239 à 362	1984-86-87
Présent travail	<i>Q. petraea</i>	flux de sève	254 à 431	1990 à 1993
Présent travail	<i>Q. petraea</i>	modèle BH	247 à 336	1976 à 1993

Tableau 16 : Valeurs minimales et maximales de transpiration annuelle observées dans divers peuplements de chênes. (1) : cité par Nizinski et Saugier, (1989) ; * : forêt alluviale à conditions d'alimentation hydrique non limitantes.

Le peuplement témoin étudié a présenté une forte réduction de transpiration et de conductance maximale du couvert entre 1990 et les années suivantes. Cette diminution ne peut être que partiellement attribuée à la baisse d'indice foliaire puisque la transpiration exprimée par unité de surface foliaire diminue aussi. Au niveau de la dynamique de l'eau dans le sol, nous n'avons pas observé de modification de la forme des profils hydriques c'est-à-dire de la répartition des prélèvements. Globalement toutefois, les prélèvements sont inférieurs puisque les arbres transpirent moins. Les transpirations cumulées sur la saison sont d'ailleurs faibles par rapport à celles de 1990 ou celles relevées dans la littérature (**tableau 16**) ; ceci a également été souligné à partir de la relation $T/ETP=f(LAI)$. Parallèlement enfin, une baisse de croissance a été mesurée. L'analyse des cernes depuis l'origine du peuplement a révélé que cette perte de vigueur s'inscrit en fait dans une tendance initiée dès 1977 : les accroissements moyens des arbres du peuplement sont inférieurs à l'accroissement moyen des chênes de l'ensemble des parcelles de la forêt de Champenoux (Dupouey et Becker, com. pers.), aussi bien pour le sessile que pour le pédonculé. Ce dernier présente des accroissements particulièrement faibles sur cette parcelle, comparativement à la moyenne de l'espèce et au sessile de la parcelle : ceci rejoint notre conclusion sur la faible compétitivité de cette espèce dans le mélange étudié. La sur-densité du peuplement pourrait avoir aggravé l'intensité des épisodes de déficits hydriques estivaux ; l'éclaircie énergique que nous avons pratiquée (bien que pas suffisamment précoce) a d'ailleurs en partie contrecarré cette tendance dépressive de la croissance du peuplement : ceci souligne l'importance du contrôle de la disponibilité en eau par la gestion du couvert (dépressages puis éclaircies). D'autres facteurs tels que les défoliations par des chenilles et surtout le dégât de gelée de printemps (dont les effets sur le système conducteur en cours de formation ont peut-être été sous-estimés) sont venus aggraver la perte de vitalité du peuplement. En conclusion, une partie de la réduction de croissance peut être attribuée à des contraintes hydriques répétées comme nous en avons fait l'hypothèse *a priori* ; tous les phénomènes observés ne peuvent toutefois être expliqués par des stress hydriques, et des hypothèses de réduction de largeur d'aubier, d'altération du système racinaire et d'incidents tels que gel et défoliateurs ont été avancées.

Le déterminisme des variations de LAI, très peu abordé jusqu'alors dans la littérature, mérite d'être discuté. Le suivi au cours de 4 années des variations saisonnières de LAI est une originalité de notre travail. Ceci a permis de mettre en évidence un certain nombre de facteurs intervenant de manière directe sur les fluctuations de l'indice foliaire du chêne en cours de saison et sur sa valeur maximale :

- (1) le polycyclisme du chêne permet une augmentation continue de LAI tout au long de la saison de végétation
- (2) la sécheresse estivale limite le LAI directement en limitant ce polycyclisme
- (3) les gelées de printemps diffèrent la mise en place de LAI, la transpiration maximale est décalée d'autant, ce qui peut constituer une économie de la réserve hydrique du sol ; le

déficit hydrique estival est par suite moindre, permettant l'expression du polycyclisme : ainsi, l'indice foliaire maximal n'est pas affecté. Le même mécanisme pourrait s'appliquer à une destruction biotique des bourgeons au moment du débourrement. Par contre ce type d'accident pourra conduire à des arrière effets négatifs.

Parallèlement à ces effets directs, l'indice foliaire du chêne dépend de l'accroissement de l'année précédente, qui détermine la quantité d'assimilats mis en réserve. Dans le même sens, Harmer (1992) montre des variations inter-annuelles (climatiques) des relations du nombre de bourgeons dans les pousses terminales et latérales par unité de longueur de pousse sur des chênes sessiles de 10 ans, variations sous la dépendance des conditions climatiques de l'année précédente. Les études de variabilité spatiale (à une échelle souvent régionale) de LAI en forêt ont montré une diminution avec la disponibilité en eau de la station (Grier et Running, 1977, Waring *et al.*, 1978, Gholz, 1982, Gholz *et al.*, 1991). Ceci a aussi été mentionné à propos des variations inter-annuelles (Sala *et al.*, 1994). Dans notre étude, aucun paramètre de bilan hydrique de l'année ou de l'année précédente, n'apparaît en premier facteur de description des variations inter-annuelles de LAI. Le déficit hydrique (de l'année précédente) n'intervient qu'indirectement en limitant l'accroissement de l'année précédente, qui nous l'avons vu est le facteur déterminant de LAI.

Comment le LAI intervient-il sur l'accroissement ? Les études de Whitteker and Niering (1975, cité par Grier et Running, 1977) ont montré qu'il existe une relation entre LAI et/ou production primaire avec un indice de stress hydrique dans les écosystèmes où l'eau était limitante. Il semble donc que, en conditions hydriques limitantes, la production soit aussi étroitement liée au LAI qu'elle ne l'est avec la disponibilité en eau. Nos résultats permettent en fait d'aller plus loin dans la décomposition du mécanisme (**figure 34**) : le premier facteur explicatif de l'accroissement est la transpiration (rapport T/ETP) ; en second terme intervient le déficit hydrique, qui réduit ce terme transpiration. L'indice foliaire n'intervient qu'au niveau suivant, en définissant le rapport T/ETP optimal.

La conductance du couvert est apparue comme un paramètre intégrateur de tous les mécanismes de régulation de la transpiration : régulation stomatique, sécheresse atmosphérique et rayonnement, LAI et stratification des feuilles dans le couvert, déficit hydrique du sol. La quantité importante de données acquises au cours de 5 saisons contrastées a permis de calibrer un modèle complexe de flux de vapeur d'eau au-dessus du couvert à partir de la formulation de Penman-Monteith. Toutefois, la validation de ce modèle de transpiration se heurte à l'évolution des caractéristiques de structure du peuplement. L'adaptation de ce modèle à un couvert ouvert (éclairci) est limitée par l'hypothèse d'homogénéité du couvert et nécessiterait une caractérisation précise des modifications microclimatiques induites par le traitement (profils de vent, de température et de déficit de saturation de l'air, Aussenac 1985, 1987).

La structure du couvert est difficile à décrire et à caractériser ; l'indice foliaire (LAI, surface foliaire totale du couvert) ou l'indice de surface (SAI, incluant aussi les troncs et les branches) en sont des éléments, mais qui ne suffisent pas : la répartition des feuilles dans l'espace (densité de surface foliaire) et leur dimension individuelle interviennent sur l'énergie disponible au niveau de celles-ci (Perrier, 1976) ; nous avons montré par exemple que l'interception des pluies (figure 36) ou le coefficient d'extinction du rayonnement (annexe 4), pour un LAI donné, dépendent de la nature fermée ou ouverte du couvert. Ces paramètres de structure (indice foliaire et densité foliaire) varient de plus dans le temps, en cours de saison et entre saisons ; nous l'avons largement montré à propos de l'indice foliaire. Au cours de la réduction de LAI observée entre 1989 et 1993, aucune variation de surface moyenne des feuilles n'a été mesurée dans les houppiers. Par contre, nous avons noté un changement de la structure du couvert, consécutif à des descentes de cimes (mortalité partielle du houppier) compensées par le développement des gourmands. Ce phénomène a été observé aussi bien dans le témoin que dans la parcelle ouverte par l'éclaircie, ce qui confirme les travaux de Wignall *et al.* (1987, 1988a et b) : le développement de pousses épïcormiques est le résultat d'une promotion à long terme de la croissance de branches épïcormiques suite à la réduction de la vigueur du houppier. Ces "pousses d'agonie" (Wignall et Browning, 1988a) portent des feuilles d'ombre à caractéristiques différentes (masse surfacique plus faible, voir annexe 4) qui constituent un gainage autour du tronc : le volume occupé par les feuilles est modifié. Cette modification s'est traduite par une réduction de la masse surfacique (identique dans les deux traitements) mise en évidence sur les litières (annexe 4). Bien que le fonctionnement des gourmands (potentiel hydrique, conductance stomatique) n'a pas été détaillé dans cette étude, on peut penser que la contribution de ces feuilles à la transpiration totale du couvert est plus faible que celle des feuilles de la couronne. Ainsi, tout en contribuant significativement à maintenir un LAI élevé, la transpiration globale du couvert est réduite par cette modification de structure.

Cette étude en conditions naturelles a permis d'acquérir des connaissances précises sur le comportement hydrique et la croissance des chênes sessile et pédonculé en peuplement mélangé. Peu de différences sont apparues entre les deux espèces au stade perchis dans la station étudiée.

Le suivi écophysiological intégré sur plusieurs années a permis de mettre en évidence des modifications fonctionnelles apparaissant lors d'une évolution naturelle de la structure du couvert. Ces observations ont été complétées par l'analyse des effets de l'éclaircie.

Malgré sa lourdeur expérimentale, l'approche écophysiological en conditions naturelles se montre irremplaçable pour quantifier les fonctions essentielles à la modélisation des flux de masse et d'énergie des écosystèmes. Il serait souhaitable d'étendre ce type de recherches à d'autres conditions d'espèces et de milieu, notamment de réserve hydrique et de richesse minérale.

Références bibliographiques

- Aas G. (1993) Taxonomical impact of morphological variation in *Quercus robur* and *Quercus petraea* : a contribution to the hybrid controversy. *Ann. Sci. For.*, 50 : 107s-113s.
- Adams R.S., Black T.A., Fleming R.L. (1991) Evapotranspiration and surface conductance in a high elevation, grass-covered forest clearcut. *Agric. For. Meteorol.*, 56 : 173-193.
- Anfodillo T., Sigalotti G.B., Tomasi M., Semenzato P., Valentini R. (1993) Applications of a thermal imaging technique in the study of the ascent of sap in woody species. *Plant, Cell and Environ.*, 16 : 997-1001.
- Aussenac G. (1968) Interception des précipitations par le couvert forestier. *Ann. Sci. For.*, 25 : 135-156.
- Aussenac G. (1968) Observations sur les effets d'une gelée tardive. *R.F.F.*, 3 : 204-211.
- Aussenac G. (1975) Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysologiques chez quelques résineux. Thèse de Doctorat es Sciences, Univ. Nancy I, 234 p.
- Aussenac G. (1987) Effets de l'éclaircie sur l'écophysologie des peuplements forestiers. *Schweiz. Z. Forstwes.*, 8 : 685-700.
- Aussenac G., Boulangeat C. (1980) Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillu (*Fagus sylvatica* L.) et de résineux (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Ann. Sci. For.*, 37 : 91-107.
- Aussenac G., Ducrey M., Granier A. (1978) Conditions microclimatiques dans des coupes d'ensemencement de chêne sessile (*Quercus sessiliflora* Salisb). Symposium sur la régénération et le traitement des forêts feuillues de qualité en zone tempérée, Nancy, 11-15 septembre 1978.
- Aussenac G., Granier A. (1988) Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Can. J. For. Res.* 18 : 100-105.
- Aussenac G., Granier A., Bréda N. (1994) Effets des modifications de la structure du couvert forestier sur le bilan hydrique, l'état hydrique des arbres et la croissance. *Revue Forestière Française*, sous presse.
- Aussenac G., Granier A., Bréda N., Cochard H. (1993) Drought induced dysfunctions in the water transport in oak trees. Proceedings of the Symposium : "Recent Advances in Studies on Oak Decline", Selva di Fasano (Brindisi), Italy, September 13-18, 1992 : 413-423.
- Aussenac G., Granier A., Ibrahim M. (1984) Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 5 : 241-253.
- Aussenac G., Granier A., Naud R. (1982) Influence d'une éclaircie sur la croissance et le bilan hydrique d'un jeune peuplement de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Can. J. For. Res.* 12 : 222-231.

- Aussenac G., Lévy G. (1983)** Influence du dessèchement du sol sur le comportement hydrique et la croissance du chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* Ehrl.) et du frêne (*Fraxinus excelsior* L.) cultivés en cases de végétation. Ann. Sci. For., 40 : 251-264.
- Badeau V. (1990)** Etude de la variabilité morphologique des chênes en Lorraine (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd., *Quercus robur* L.). DEA Université de Nancy I, 35p + annexes.
- Baldocchi D.D., Luxmoore R.J., Hatfield J.L. (1991)** Discerning the forest from the trees an essay on scaling canopy stomatal conductance. Agric. For. Meteorol., 54 : 197-226.
- Baldy C., Combres J.C., Bonhomme R. (1973)** Utilisation de pyranomètres linéaires dans l'étude des éléments du climat lumineux dans la végétation. Unesco, Réponses des plantes faces aux facteurs climatiques, Actes Coll. Upsala, 45-49.
- Barataud F. (1993)** Modélisation des transferts hydriques dans le système sol-arbre-atmosphère en régime de dessèchement. DEA Mécanique et Energétique, URA 875, Nancy, 147 p.
- Barataud F., Moyne C., Bréda N., Granier A. (1994)** Soil water dynamics in an oak stand. Part II. A model of the soil-root network compared with experimental data. Plant and Soil, soumis.
- Bartet E. (1891)** Observations phénologiques sur les Chênes rouvre et pédonculé. Ann. de la Science Agronomique Française et Etrangère, 8^e Année, II : 16-18.
- Beadle C.L., Talbot H., Jarvis P.G. (1982)** Canopy structure and leaf area index in a mature Scots pine forest. Forestry, 55 : 105-123.
- Becker M., Lévy G. (1983)** Le dépérissement du chêne : les causes écologiques. Exemple de la Forêt de Tronçais et premières conclusions. R.F.F., 35 : 341-356.
- Becker M., Lévy G. (1990)** Le point sur l'écologie comparée du chêne sessile et du chêne pédonculé. R.F.F., XLII : 148-154.
- Besnard G., Carlier G. (1992)** Potentiel hydrique et conductance stomatique des feuilles de frêne (*Fraxinus excelsior* L.) dans une forêt alluviale du Haut-Rhône français. Ann. Sci. For., 47 : 353-365.
- Bidabe B. (1967)** Action de la température sur l'évolution des bourgeons de pommier et comparaison de méthodes de contrôle de l'époque de floraison. Ann. Physiol. vég., 9 : 65-86.
- Biron P. (1994)** Le cycle de l'eau en forêt de moyenne montagne : flux de sève et bilans hydriques stationnels (Bassin versant du Strengbach à Aubure-Hautes Vosges). Thèse de Doctorat, Université Louis Pasteur, Strasbourg I, 114 p + annexes.
- Bobay V. (1990)** Influence d'une éclaircie sur le flux de sève et la transpiration de taillis de châtaigniers. Thèse de Doctorat, Université d'Orsay, France, 142 p.
- Bosveld F.C., Bouten W., Noppert F. (1994)** Transpiration dynamics of a Douglas fir forest : parametrization of a single big leaf model. Agric. For. Meteorol., sous presse.

- Boulangeat C. (1978)** Influence de la forêt sur le cycle de l'eau. Etude comparative de l'interception et de l'évapotranspiration d'un peuplement feuillu (*Fagus sylvatica* L.) et de quatre peuplements de Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb.). Mémoire ENITEF, 39 p.
- Bouten W., Schaap M.G., Bakker D.J., Verstraten J.M. (1992)** Modelling soil water dynamics in a forested ecosystem. I: A site specific evaluation. Hydrol. Proc., 6 : 435-444.
- Boutin B. (1985)** Etude de la réactivation cambiale chez un arbre ayant un bois à zones poreuses (*Castanea sativa*) et deux autres au bois à pores diffus (*Betula verrucosa*, *Acer campestre*). Can. J. Bot., 63 : 1335-1343.
- Bréda N., (1990a)** Modification du fonctionnement hydrique d'un perchis de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) par une sécheresse édaphique. Rapport de D.E.A., Université de Nancy I, 84p.
- Bréda N., (1990b)** Structure et fonctionnement hydrique d'un perchis de chêne sessile (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) Mémoire ENITEF, 76p.
- Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A., (1993a)** Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought. Can. J. For. Res., 23 : 1136-1143.
- Bréda N., Granier A., Aussenac G. (1994a)** Effects of thinning on soil water balance and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea*). Tree Physiol., in press.
- Bréda N., Granier A., Barataud F., Moyne C. (1994b)** Soil water dynamics in an oak stand. Part I. Soil moisture, water potentials and water uptake by roots. Plant and Soil, soumis.
- Bréda N., Granier A., Dreyer E. (1992)** Compared sensitivity to drought of pedunculate (*Quercus robur*) and sessile (*Quercus petraea*) oak in a mature stand. Centennial Meeting IUFRO, 31 Aug - 4 Sep 1992, Berlin-Eberswalde, Germany.
- Bréda N., Granier A., Dreyer E., Cochard H. (1993b)** Effects of soil water depletion on water relation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under natural conditions at Champenoux forest (France). Ann. Sci. For., 50 : 571-582.
- Bréda N., Gras F., Granier A. (1994c)** Comparison of soil water retention relationships established on clods or disturbed soil samples and *in situ* measurements. Application to soil water potential calculation. Agronomie, soumis.
- Bruciamacchie M. (1982)** Structure, croissance et biomasse des régénérations naturelles de chêne rouvre (*Quercus petraea* Liebl.). Mémoire ENITEF, 45 p.
- Carlisle A., Brown A.H.F., White E.J. (1965)** The interception of precipitation by oak (*Quercus petraea*) on a high rainfall site. Quarterly Journal of Forestry, April 1965 : 140-143.
- Carrijo O.A., Cuenca R.H. (1992)** Precision of evapotranspiration estimates using neutron probe. Journal of Irrigation and Drainage Engineering, 6 : 943-953.

- Cermak J., Huzulak J., Penka M. (1980)** Water potential and sap flow rate in adult trees with moist and dry soil as used for the assessment of root system depth. *Biologia Plantarum*, 22 : 34-41.
- Champagnat P., Payan E., Champagnat M., Barnola P., Lavarenne S., Bertholon C. (1986)** La croissance rythmique de jeunes chênes pédonculés cultivés en conditions contrôlées uniformes. *Naturalia monspeliensia*, colloque international sur l'arbre, 303-337.
- Chassagneux P., Choisnel E. (1986)** Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. I-Principes physiques et description du modèle. *Ann. Sci. For.*, 43 : 505-520.
- Chassagneux P., Choisnel E. (1987)** Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. II- Calibrages et résultats du modèle. *Ann. Sci. For.*, 44 : 171-188.
- Choisnel E., de Villele O., Lacroze F. (1992)** Une approche uniformisée du calcul de l'évapotranspiration potentielle pour l'ensemble des pays de la communauté européenne. Office des Publications Officielles des Communautés Européennes, Agriculture series, EUR 14223, 178 p.
- Cochard H., Bréda N., Granier A., Aussenac G. (1992)** Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.) *Ann. Sci. For.* 49 : 225-233.
- Combs B., Letouzey J., Savoie J.M. (1987)** Phénologie du couvert arborescent dans une chênaie-hêtraie d'Aquitaine. *Ann. Sci. For.*, 44 : 153-170.
- Deglène L. (1993)** Réponse stomatique à l'éclairement, à l'humidité atmosphérique et à la sécheresse édaphique chez de jeunes plants de Pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.) DEA Université Nancy I, 21 p.
- Dolman A.J., Gash J.H.C., Roberts J., Shuttleworth W.J. (1991)** Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. *Agric. For. Meteorol.*, 54 : 303-318.
- Dolman A.J., Stewart J.B., Cooper J.D. (1988)** Predicting forest transpiration from climatological data. *Agric. For. Meteorol.*, 42 : 339-353.
- Dolman A.J., Van den Burg J.C. (1988)** Stomatal behaviour in an oak canopy. *Agric. For. Meteorol.*, 43 : 99-108.
- Dreyer E., Granier A., Bréda N., Cochard H., Epron D., Aussenac G. (1993)** Oak trees under drought constraints : ecophysiological aspects. *Proceedings of the Symposium : "Recent Advances in Studies on Oak Decline"*, Selva di Fasano (Brindisi), Italy, September 13-18, 1992, 293-322.
- Dufrêne E., Dubos B., Rey H., Quencez P., Saugier B. (1992)** Changes in evapotranspiration from an oil palm stand (*Elaeis guineensis* Jacq.) exposed to seasonal soil water deficits. *Acta Oecologica*, 13 : 299-314.
- Dupouey J.L. (1983)** Analyse multivariable de quelques caractères morphologiques de populations de chênes (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. et *Quercus robur* L.) du Hurepoix. *Ann. Sci. For.*, 40 : 265-282.

- Dupouey J.L., Badeau V. (1993)** Morphological variability of oaks (*Quercus robur* L, *Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Quercus pubescens* Willd) in northeastern France : preliminary results. Ann. Sci. For., 50 : 35s-40s.
- Epron D., Dreyer E. (1993)** Long-term effects of drought on photosynthesis of adult oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Quercus robur* L.) in a natural stand. New Phytol., 125 : 381-389.
- Epron D., Dreyer E., Aussenac G. (1993)** A comparison of photosynthetic response to water stress in seedlings from 3 oak species : *Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. rubra* L. and *Q. cerris* L. Ann. Sci. For., 50 : 48s-60s.
- Epron D., Dreyer E., Bréda N. (1992)** Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) during drought under field conditions : diurnal evolution of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. Plant, Cell Environ., 15 : 809-820.
- Essiamah S., Eschrich W. (1986)** Water uptake in deciduous trees during winter and the role of conducting tissue in spring reactivation. IAWA Bulletin n.s.n 7 : 31-38.
- Federer C.A. (1979)** A soil-plant-atmosphere model for transpiration and availability of soil water. Water Resources Research, 3 : 555-562.
- Foster J.R. (1992)** Photosynthesis and water relations of the floodplain tree, boxelder (*Acer negundo* L.). Tree Physiol., 11 : 133-149.
- Galoux A., Schnock G., Grulois J., (1967)** Recherches sur l'écosystème forêt. Série B : La chênaie mélangée calcicole de Virelles-Blaimont. Contribution N° 5 : la variabilité phénologique et les conditions climatiques. Bull. Soc. r. Belgique, 100 : 309-314.
- Gash J.H.C., Stewart J.B. (1975)** The average surface resistance of a pine forest derived from Bowen ratio measurements. Boundary-Layer Meteorol., 8 : 453-464.
- Gash J.H.C., Schuttleworth W.J., Lloyd R.C., André J.C., Goutorbe J.P., Gelpe J. (1989)** Micrometeorological measurements in Les Landes forest during HAPEX-MOBILHY. Agric. For. Meteorol., 46 : 131-147.
- Gasson P. (1987)** Some implications of anatomical variations in the wood of pedunculate Oak (*Quercus robur* L.) including comparison with common Beech (*Fagus sylvatica* L.) IAWA Bulletin n.s., 8 : 149-166.
- Gay L.W. (1991)** Report on 1991 energy budget measurements at Champenoux forest. Rapport de collaboration, Visiting Professor.
- Gholz H.L., Vogel S.A., Cropper W.P., McKelvey J.R., Ewel K.C., Teskey R.O., Curran P.J. (1991)** Dynamics of canopy structure and light interception in *Pinus elliottii* stands, North Florida. Ecological Monographs, 61 : 33-51.
- Gholz HL (1982)** Environmental limits on aboveground net primary production, leaf area, and biomass in vegetation zones of the pacific northwest. Ecology, 63 : 469-481.
- Grandjean G., Sigaud P. (1987)** Contribution à la taxonomie et à l'écologie des chênes du Berry. Ann. Sci. For., 44 : 36-66.

- Granier A. (1987)** Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.*, 3 : 309-320.
- Granier A., Anfodillo T., Sabatti M., Cochard H., Dreyer E., Tomasi M., Valentini R., Bréda N. (1994a)** Axial water flow in the trunk of oak trees : a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiol.*, in press.
- Granier A., Biron P., Köstner B., Gay L.W., Najjar G. (1994b)** Comparison of sap flow and vapour flow at stand level and derivation of canopy conductance for Scots pine. *Theoret. Appl. Climat.*, in press.
- Granier A., Bobay V., Gash J.H.C., Gelpe J., Saugier B., Shuttleworth W.J. (1990)** Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of Maritime Pine (*Pinus pinaster* Ait) in Les Landes Forest. *Agric. For. Meteorol.*, 51 : 309-319.
- Granier A., Huc R., Colin F. (1992)** Transpiration and stomatal conductance of two rain forest species growing in plantation (*Simarouba amara* and *Goupia glabra*) in French Guyana. *Ann. Sci. For.*, 49 : 17-24.
- Granier A., Loustau D. (1994c)** Measuring and modelling the transpiration of a maritime pine canopy from sapflow data. *Agric. For. Meteorol.*, in press.
- Grier C.C., Running S.W. (1977)** Leaf area of mature northwestern coniferous forests : relation to site water balance. *Ecology*, 58 : 893-899.
- Guillery C. (1987)** Procès verbal de révision d'aménagement 1986-2015. Forêt domaniale de Champenoux. O.N.F., Direction régionale de Lorraine, centre de Lunéville.
- Hari P., Häkkinen R. (1991)** The utilization of old phenological time series to compare models describing annual cycles of plants. *Tree Physiol*, 8 : 281-287.
- Harmer R. (1991)** The Effect of Bud Position on Branch Growth and Bud Abscission in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Ann. Bot.*, 67 : 463-468.
- Harmer R. (1992)** Relationships between Shoot Length, Bud Number and Branch Production in *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. *Forestry*, 65 : 61-72.
- Haverkamp R., Vauclin M., Vachaud G. (1984)** Error analysis in estimating soil water content from neutron probe measurements. I. Local standpoint. *Soil Sci.*, 137, 78-90.
- Honysett J.L., Beadle C.L., Turnbull C.R.A. (1992)** Evapotranspiration and growth of two contrasting species of eucalypts under non-limiting and limiting water availability. *For. Ecol. Manage.*, 50 : 203-216.
- Huber F. (1982)** Effets de défoliations des chênes par les hannetons sur la structure du bois. *Rev. For. Fr.* XLII, 2, 191-197.
- Hunter A.F., Lechowicz M.J. (1992)** Predicting the timing of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology*, 29 : 597-604.
- Ibrahim M.M. (1979)** Recherche sur la dynamique et le bilan de l'eau d'un écosystème à Pin Pignon (*Pinus pinea* L.) sur sable dunaire. Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Montpellier, 271 p.

- Jarvis P.G.** (1986) Stomatal control of transpiration : scaling up from pore to paddock. *In* : Climate and Vegetation Interactions, C. Rosenzweig and R. Dickinson eds. Proceedings of a NASA Workshop, 27-29 January 1986, Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Maryland.
- Jarvis P.G.** (1976) The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. London*, 273 : 593-610.
- Jarvis P.G., James G.B., Landsberg J.J.** (1976) Coniferous forest. *In* "Vegetation and The Atmosphere" J.L. Monteith ed., Vol. 2, Academic Press, London, pp 171-240.
- Jarvis P.G., McNaughton K.G.** (1986) Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. *Advances in ecological Research*, Academic Press, London, 15 : 1-49.
- Jones H.G., Sutherland R.A.** (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant, Cell and Environ.*, 14 : 607-612.
- Lachaud S., Bonnemain J.L.** (1981) Xylogénèse chez les Dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les Hêtres et les Chênes âgés. *Can. J. Botany*, 59 : 1222-1228.
- Lachaud S., Mansouri A.** (1993) Reprise de l'activité du cambium et xylogénèse chez l'Alisier Torminal. *R.F.F.*, 3 : 279-283.
- Larocque G.R., Marshall P.L.** (1993) Evaluating the impact of competition using relative growth rate in red pine (*Pinus resinosa* Ait.) stands. *For. Ecol. Manage.*, 58 : 65-83.
- Lavarenne-Allary S.** (1965) Recherche sur la croissance des bourgeons de Chêne et de quelques autres espèces ligneuses. *Ann. Sci. For.*, 22 : 1-210.
- Lévy G., Becker M., Duhamel D.** (1992) A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks : radial growth in the centre and northwest of France. *For. Ecol. Manage.*, 55 : 51-63.
- Liu Y., Muller R.N.** (1993) Effect of drought and frost on radial growth of overstory and understory stems in a deciduous forest. *Am. Midl. Nat.*, 129 : 19-25.
- Longman K.A., Coutts M.P.** (1974) Physiology of the oak tree. *In* : The british oak : its history, and natural history. Morris, Perring eds., 194-221.
- Lu P.** (1992) Ecophysiologie et réaction à la sécheresse de trois espèces de conifères (*Abies alba* Miller, *Picea abies* (L.) Karsten et *Pinus sylvestris* L.) ; effet de l'âge. Thèse de Doctorat, Université de Nancy I, 116 p.
- Lu P., Biron P., Granier A.** (1994) Water relations of adult Norway Spruce trees under soil drought : water potential, stomatal conductance and canopy transpiration. *Ann. Sci. For.*, soumis.
- Masarovicova E.** (1988) Comparative analysis of the leaf area in three oak species - A methodological contribution. *Biologia (Bratislava)*, 43, (5) : 449-457.
- McNaughton K.G., Jarvis P.G.** (1991) Effect of spatial scale on stomatal control of transpiration. *Agric. For. Meteorol.*, 54 : 279-301.

- Meinzer F.C. (1993) Stomatal control of transpiration. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 289-294.
- Meinzer F.C., Goldstein G., Holbrook N.M., Jackson P., Cavelier J. (1993) Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell Environ.*, 16 : 429-436.
- Meinzer F.C., Grantz D.A., Smit B. (1991) Root signal mediate coordination of stomatal and hydraulic conductance in growing Sugarcane. *Aust. J. Plant Physiol.*, 18 : 329-338.
- Monteith J.L. (1965) Evaporation and environment. *Symp. Soc. Exp. Bot.*, 19 : 206-234.
- Monteith J.L. (1973) *Principles of Environmental Physics*. Edward Arnold, London.
- Muller N. (1993) Etude dendrométrique et anatomique de la croissance radiale intra-annuelle du Hêtre (*Fagus sylvatica* L.) DEA Sciences Agromonomiques, ENSAIA, 33p. + annexes.
- Nadezhdina N.E. (1992) Apple tree water relations studied by means of the relative rate of water flow in the trunk xylem. *Biologia Plantarum*, 34 : 431-437.
- Nizinski J.J. (1986) Modélisation du bilan hydrique d'une futaie de chêne en forêt de Fontainebleau. Thèse de Docteur Ingénieur, Univ. Paris sud, 101 p.
- Nizinski J.J., Morand D., Saugier B. (1989) Modélisation du bilan de l'eau d'une forêt. Application à une futaie de chênes. *Bull. Ecol.*, 20 : 69-72.
- Nizinski J.J., Saugier B. (1988a) A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 643-655.
- Nizinski J.J., Saugier B. (1988b) Mesures et modélisation de l'interception nette dans une futaie de chênes. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 9 : 311-329.
- Nizinski J.J., Saugier B. (1989) A model of transpiration and soil-water balance for a nature oak forest. *Agric. For. Meteorol.*, 47 : 1-17.
- Pardé L. (1942) Le Chêne Pédonculé et le Chêne Rouvre dans les forêts du Nord-Est de la France. *Revue des Eaux et Forêts*, 80 : 279-317.
- Penka M. (1985) Some physiological processes in the ecosystem of a floodplain forest. In : Floodplain forest ecosystem. I. Before water management measures. *Developments in agricultural and managed-forest ecology*, 15A. Penka M., Vyokot M., Klimo E., Vasicek F. eds. : 295-324.
- Perrier A. (1976) Etude et essai de modélisation des échanges de masse et d'énergie au niveau des couverts végétaux. Thèse de Doctorat es Sciences, Université Paris VI, 236 p.
- Pillot A. (1993) Sécheresse et conductance stomatique de chênes : implication des potentiels hydriques et signaux racinaires (*Quercus cerris* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. et *Quercus robur* L.). Mémoire de maîtrise de biologie végétale, Université de Nancy I, 19 p.
- Rambal S. (1984) Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen scrub. *Oecologia*, 62 : 18-25.

- Raper S.M., Steinbeck K., Moss I.S., Whitehead D. (1992)** Water use efficiency and transpiration of *Robinia*, *Liquidambar*, and *Platanus* sprouts in the southeastern USA. *For. Ecol. Manage.*, 51 : 259-268.
- Reich P.B., Hinckley T.M. (1989)** Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximal daily leaf diffusive conductance in two oak species. *Funct. Ecol.*, 3 : 719-726.
- Riedacker A. (1968)** Le chêne de juin à l'étang de Brin. *R.F.F.*, 7-8 : 487-492.
- Roberts J., Cabral M.R.O., Aguiar L. de F. (1990)** Stomatal and boundary-layer conductances in an amazonian terra firme rain forest. *J. Appl. Ecol.*, 27 : 336-353.
- Rutter A.J., Kershaw K.A., Robins P.C., Morton A.J. (1971a)** A predictive model of rainfall interception in forest. (I). Derivations of the model from observations in a plantation of corsican pine. *Agric. Meteorol.*, 9 : 367-384.
- Rutter A.J., Morton A.J., Robins P.C. (1971b)** A predictive model of rainfall interception in forest. (II) Generalisation of the model and comparison with observations in some coniferous and hard-wood stands. *J. Appl. Ecol.*, 12 : 367-380.
- Sala A., Sabaté S., Gracia C., Tenhunen J.D. (1994)** Canopy structure within a *Quercus ilex* Forested Watershed : Variation due to location, phenological development, and water availability. *Trees*, in press.
- Saugier B., Katerji N. (1991)** Some plant factors controlling evapotranspiration. *Agric. For. Meteorol.*, 54 : 263-277.
- Savoie J.M. (1982)** Une chênaie hêtraie d'Aquitaine : la forêt de Laveyron (Landes). Facteurs stationnels, phénologie, régénération du hêtre. Thèse de Doctorat de 3^e cycle, Université de Bordeaux I, 109 p., 72 fig., 21 tabl.
- Schnock G. (1967)** Réception des précipitations et écoulement le long des troncs en 1966-1967. *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg.*, 43 : 1-15.
- Schnock G. (1971)** Le bilan de l'eau de l'écosystème forêt. Application à une chênaie mélangée de Haute-Belgique. Actes du Colloque UNESCO : Productivité des écosystèmes forestiers, 1969, Bruxelles, 41-47.
- Scuiller I. (1990)** Exploration de la variabilité des comportements écophysologiques de semis de chênes blancs européens soumis à la sécheresse. Thèse de Doctorat, Université de Nancy, 76 p.
- Shuttleworth W.J. (1989)** Micrometeorology of temperate and tropical forest. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 324 : 299-334.
- Sigaud P. (1986)** Ne parlons plus du chêne mais des chênes. *Rev. For. Fr.*, 38 : 376-384.
- Stewart J.B. (1988)** Modelling surface conductance of pine forest. *Agric. For. Meteorol.*, 43 : 19-35.
- Tardieu F., Davis W.J. (1993)** Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environ.*, 16 : 341-349.

- Tardieu F., Katerji N., Berthenod O. (1990)** Relation entre l'état hydrique du sol, le potentiel de base et d'autres indicateurs de la contrainte hydrique chez le maïs. *Agronomie*, 10 : 617-625.
- Tardieu F., Zhang J., Gowing D.J.G. (1993)** Stomatal control by both [ABA] in the xylem sap and leaf water status : a test of a model for droughted or ABA-fed field-grown maize. *Plant, Cell and Environ.*, 16 : 413-420.
- Thom A.S. (1971)** Momentum absorption by vegetation. *Q.J.R. Meteorol. Soc.*, 97 : 414-428.
- Trencia J. (1989)** Sylviculture et production du chêne sessile en France. Thèse de Doctorat, Université Nancy I, 180 p.
- Triboulot M.B. (1992)** Rôle de l'acide abscissique dans la régulation stomatique de trois espèces forestières (*Quercus robur*, *Quercus pubescens* et *Fagus sylvatica*) en conditions de sécheresse édaphique. DEA Biologie Forestière, Université Nancy I, 20 p.
- Turner N.C. (1991)** Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agric. For. Meteorol.*, 54 : 137-154.
- Turner N.C., Heichel G.H. (1977)** Stomatal development and seasonal changes in diffusive resistance of primary and regrowth foliage of red oak (*Quercus rubra* L.) and red maple (*Acer rubrum* L.) *New Phytol.*, 78, 71-81.
- Turton S.M. (1985)** The relative distribution of photosynthetically active radiation within four tree canopies, Craigieburn Range, New Zeland. *Aust. For. Res.*, 15 : 383-394.
- Tyree M.T., Sperry J.S. (1988)** Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress ? Answers from a model. *Plant Physiol.*, 88 : 574-580.
- Vauclin M., Vachaud G. (1978)** Bilan d'eau sur sol nu et cultivé : fiabilité des résultats. *Bulletin du G.F.H.N.*, 2 : 29-41.
- Vivin P., Aussenac G., Lévy G. (1993)** Differences in drought resistance among 3 deciduous oak species grown in large boxes. *Ann. Sci. For.*, 50 : 221-233.
- Wan C., Sosebee R.E., Mc Michael B. L. (1993)** Growth, photosynthesis, and stomatal conductance in *Gutierrezia sarothrae* associated with hydraulic conductance and soil water extraction by deep roots. *Int. J. Plant Sci.*, 154 : 144-151.
- Wang J., Ives N.E., Lechowicz M.J. (1992)** The relation of foliar phenology to xylem embolism in trees. *Funct. Ecol.*, 6 : 469-475.
- Weber J.A., Gates D.M. (1990)** Gas exchange in *Quercus rubra* (northern red oak) during a drought : analysis of relations among photosynthesis, transpiration, and leaf conductance. *Tree Physiol.*, 7 : 215-225.
- White D.A. (1993)** Relationships between foliar number and the cross-sectional areas of sapwood and annual rings in red oak (*Quercus rubra*) crowns. *Can. J. For. Res.*, 23 : 1245-1251.
- Whitaker R.H., Niering W.A. (1975)** Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. V. Biomass, production and diversity long the elevation gradient. *Ecology*, 56 : 771-790.

- Wignall T.A., Browning G. (1988)** Epicormic bud development in *Quercus robur* L. Studies of endogenous IAA, ABA, IAA polar transport and water potential in cambial tissues and effects of exogenous hormones on bud outgrowth from stem explants. *J. Exp. Bot.*, 39 : 1667-1678.
- Wignall T.A., Browning G. (1988)** The effects of stand thinning and artificial shading on epicormic bud emergence in pedunculate Oak (*Quercus robur* L.). *Forestry*, 61 : 45-59.
- Wignall T.A., Browning G., Mackenzie A.D. (1987)** The physiology of epicormic bud emergence in pedunculate Oak (*Quercus robur* L.). Responses to partial notch gridling in thinned and unthinned stands. *Forestry*, 60, 45-56.
- Yoon T.M., Richter H. (1991)** Stomatal conductance and leaf-water parameters of Apple, Pear, Sweet Cherry, and Plum in an orchard. *Gartenbauwissenschaft*, 56 : 75-81.
- Zhang J., Davies W.J. (1990)** Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance and growth. *Plant, Cell and Environ.*, 13 : 277-285.

Liste des documents fournis en annexes

Publications

- (1) Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. (1993) Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. For. Res.*, 23 : 1136-1143.
- (2) Bréda N., Granier A., Dreyer E., Cochard H. (1993) Effects of soil water depletion on water relation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under natural conditions at Champenoux forest (France). *Ann. Sci. For.*, 50 : 571-582.
- (3) Bréda N., Granier A., Aussenac G. (1994) Effects of thinning on soil water balance and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea*). *Tree Physiol.*, accepté le 30 mai 1994.
- (4) Bréda N., Granier A., Barataud F., Moyne C. (1994) Soil water dynamics in an oak stand. Part I. Soil moisture, water potentials and root water uptake. *Plant and Soil*, soumis.
- (5) Granier A., Anfodillo T., Sabatti M., Cochard H., Dreyer E., Tomasi M., Valentini R., Bréda N. (1994) Axial and radial water flow in the trunk of oak trees : a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiology*, accepté le 16 janvier 1994.
- (6) Cochard H., Bréda N., Granier A., Aussenac G. (1992) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Ann. Sci. For.* 49 : 225-233.

Annexe 1 : Analyse taxonomique des arbres étudiés

Annexe 2 : Comparaison de méthodes de mesure de flux de sève

Annexe 3 : Techniques de mesures de l'humidité et du potentiel hydrique du sol.

Annexe 4 : Mesures d'indice foliaire

Annexe 5 : Traçage isotopique naturel de l'eau du sol par l'Oxygène 18

Annexe 6 : Présentation sommaire du modèle de bilan hydrique

Epilogue

Les expérimentations menées sur le dispositif de Champenoux ont nécessité l'installation de 157 m d'échafaudage et de 190 m de tube d'accès pour sonde à neutrons. L'alimentation électrique a été assurée sans aucune panne de courant grâce aux 9,6 tonnes de batteries qui furent régulièrement changées et tout aussi régulièrement responsables de douleurs dorsales.

D'impressionnants travaux de terrassement puis de construction ont permis la mise en place des lysimètres toujours plus grands ... Etrangement, le marquage, l'abattage et le façonnage des arbres ôtés en éclaircie se sont déroulés dans une euphorie générale.

Les déficits pluviométriques ont été compensés par d'inoubliables irrigations, et les excès d'eau maîtrisés par de répugnants pompages, au cours desquels les pompiers les plus émérites et les stagiaires les plus naïves ont été généreusement douchés.

Le moral des troupes et 35 m linéaires d'échafaudage se sont effondrés au cours d'une tempête, le 14 décembre 1992. Les risques pris pour démonter cet amas de tubes vrillés, pour installer, surveiller et recharger le psychromètre du poste météo, ou encore pour arriver sur le dispositif avant le soleil sont inestimables. Rappelons à certains qu'une règle élémentaire de prudence déconseille vivement l'escalade d'échafaudage en sandales.

Le suivi de la transpiration des chênes a consommé 55 "Grani-mètres" de fabrication et de fiabilité irréprochables et le démêlage de 1,35 km de câble blindé. Les conductances stomatiques de 74 689 feuilles ont été mesurées dans les meilleures conditions grâce à une adaptation judicieuse et performante du poromètre Li-Cor 1600.

Le déficit de sommeil imposé par d'incessantes mesures de potentiel de base (65 nuits trop courtes ...) a été partagé entre quelques héros. Le volume de café consommé, à la tasse ou en perfusion pour les plus difficiles à réveiller, et le tonnage de pâtisseries maison goinfré à ces occasions seront tus ...

De nombreux stagiaires ont pu découvrir dans la bonne humeur les joies de l'écophysologie de terrain. Toutefois, l'ivresse des sommets (altitude cumulée : 2082 m de nuit, 3640 m de jour) ressentie en haut de chaque échafaudage lors des prélèvements pour mesures de potentiel foliaire restera le privilège de quelques uns.

La guerre des tranchées n'a heureusement fait qu'une victime, qui a relevé au passage 13 622 impacts racinaires. La fille du Demon a hanté la parcelle pendant deux ans (44,1 km) et a relevé quelques indices foliaires. Ses performances ont été soutenues par le MRT et par Kiri®. Enfin, l'invasion de préleveurs de précieux matériel "de Champenoux" s'est déroulée sous la menace des plus terribles armes (lames à rasoir, emporte-pièces, bombes, sécateurs, couteaux, tronçonneuses, tarières...).

Que tous ceux qui se sont reconnus ici soient remerciés de leur indispensable contribution à cet énorme et passionnant travail d'équipe. Que les voyous ayant saccagé les équipements et dérobé une bobine de câble blindé, une loupe binoculaire, la lampe, les cordes, et surtout le muguet soient maudits ...

PUBLICATIONS

Publication 1

Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought.

Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A. (1993)

Can. J. For. Res., 23 : 1136-1143.

Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought

N. BRÉDA, H. COCHARD, E. DREYER, AND A. GRANIER¹

Institut national de la recherche agronomique, Laboratoire de bioclimatologie et écophysologie,
Champenoux, F54280 Seichamps, France

Received April 27, 1992

Accepted October 16, 1992

BRÉDA, N., COCHARD, H., DREYER, E., and GRANIER, A. 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. For. Res.* 23: 1136–1143.

The reactions of sessile oak (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) to drought were studied under natural conditions in a 32-year-old stand near Nancy (northeastern France) during the summers of 1989 (strongly rain deficient) and 1990. A plot of five trees was subjected to imposed water shortage, while a group of irrigated trees was used as a control. Measurements of xylem sap flows and water potential enabled the computation of plot transpiration, canopy conductance, and specific hydraulic conductance in the soil–tree continuum. Stomatal conductance was measured directly with a porometer. Specific hydraulic conductance of our oaks was of the same order of magnitude as that reported for other species. It decreased significantly during spring because of a time lag between cambial growth and leaf area expansion. Measured transpiration was close to potential evapotranspiration, except during days with high vapor pressure deficits, which promoted stomatal closure in the absence of soil water deficits. Imposed drought caused predawn leaf water potentials to reach values as low as -2.0 MPa and a progressive decline in hydraulic conductance, which was probably attributable to modifications in hydraulic properties at the soil–root interface. This gradual decline in conductance was attributed to their deep rooting (1.40 m). This study revealed that *Q. petraea* may be considered as drought tolerant because of adaptations like deep rooting, efficient and safe xylem sap transport, maintenance of significant stomatal conductance, and significant transpiration, even during strong drought stress.

BRÉDA, N., COCHARD, H., DREYER, E., et GRANIER, A. 1993. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*): seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. For. Res.* 23 : 1136–1143.

Les réactions du chêne sessile (*Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl.) à la sécheresse ont été étudiées en conditions naturelles dans un perchis d'une trentaine d'années dans le nord-est de la France, au cours de l'été 1989, qui a été particulièrement déficitaire en pluviométrie, et de ceux de 1990 et 1991. Un plateau de cinq arbres a été soumis à une sécheresse artificielle, tandis qu'un groupe d'arbres irrigués servait de témoins. Les mesures de densité de flux de sève brute et de potentiel hydrique ont permis de calculer la transpiration de chaque plateau, la conductance de couvert ainsi que la conductance hydraulique spécifique des arbres. La conductance stomatique était mesurée par pométrie sur les feuilles de lumière. La conductance hydraulique spécifique mesurée sur les chênes était du même ordre de grandeur que celle reportée chez d'autres espèces. Une diminution brutale de cette conductance est apparue pendant la phase d'installation du feuillage, due à une latence entre la mise en place du bois de printemps et celle de la surface foliaire. Par ailleurs, la transpiration s'est révélée inférieure à l'évapotranspiration potentielle, lors de journées à fort déficit de saturation de l'air, du fait d'une fermeture des stomates. La sécheresse imposée aux arbres a été particulièrement marquée (potentiel hydrique de base inférieur à $-2,0$ MPa en fin de traitement). La baisse progressive de conductance hydraulique qui en a résulté a été attribuée à des modifications de propriétés hydrauliques de l'interface sol–racines. Le déclin très progressif de cette conductance a été relié à la grande profondeur d'enracinement des arbres (décrite au moins jusqu'à 1,40 m). Le chêne sessile est apparu au travers de cette étude comme une espèce assez tolérante à la sécheresse du fait à la fois de son enracinement, de l'efficacité de son système de transport de sève, et de la capacité à maintenir une certaine ouverture stomatique, et donc une transpiration non négligeable jusqu'à des niveaux de dessèchement poussés.

Introduction

Many oak stands in Europe have been reported to be declining following years with marked climatic stress (Delatour 1983). Drought is generally considered as one of the major predisposing factors for these declines. A clear correlation between the drought of 1976 and the occurrence of strong dieback of *Quercus robur* L., and of moderate decline of sessile oak *Quercus petraea* (Mattuschka) Liebl., has been established (Becker and Lévy 1983). Dendrochronological studies confirmed the strong correlation between water availability and growth (M. Becker, personal communication). Many reports analyzing the occurrence of oak decline during the 1980s in central Europe linked it to particularly rain deficient years, although some pathogens are thought to amplify the persisting effects of such climatic constraints (Delatour 1990). Moreover, much stronger ecological differences than previously

accepted are now reported to separate the species *Q. petraea* and *Q. robur*, the latter being more sensitive to decline, less productive under limited water supply, and having probably been artificially spread beyond its natural range by silviculturists during past centuries (Lévy et al. 1992).

Extensive studies conducted on North American mesic to xeric oak species revealed that they have a relatively good tolerance to soil water depletion (Abrams 1990). Deep rooting is supposed to be one of the important traits enabling this tolerance through maintenance of sufficient water supply (Hinckley et al. 1979; Teskey and Hinckley 1981). Many tested species have also been shown to maintain lowered but still significant stomatal conductance even during very stressful periods (Dougherty and Hinckley 1981; Bahari et al. 1985). In contrast, water relations of mesic European oak species like *Q. petraea*, and their degree of tolerance to drought, are still poorly documented.

¹ Author to whom all correspondence should be addressed.

Many techniques involving either micrometeorological methods (Shuttleworth 1989) or direct monitoring of stemflow (Granier 1987) have been developed in recent years to investigate drought tolerance of mature trees growing in natural stands. Moreover, the measurement of both water flow and gradients of water potential in trees allows the calculation of a total liquid conductance on mature trees (Cohen et al. 1983; Granier et al. 1989; Reich and Hinckley 1989). The evolution of this conductance during increasing water shortage is a useful indicator of the efficiency and safety of water transport.

Stomatal conductance plays a major role in controlling the intensity of transpiration, and therefore the gradient of water potential between soil and leaves. The combined analysis of stomatal closure and potential dysfunctions in the water transfer to crowns provides a powerful tool to assess the sensitivity to drought. We used it with mature trees of *Q. petraea*, growing in a natural stand near Nancy, that were submitted to an imposed water shortage by means of covering soil to exclude precipitation.

Material and methods

The study site was located in the Forêt domaniale de Champenoux, 15 km east of Nancy, France (48°44'N, 6°14'E, elevation 237 m), in a 32-year-old stand of *Q. petraea* regenerated from seed. The main parameters describing the growth status of this stand were as follows: mean leaf area index (LAI) of 6, as estimated from collected leaf litter during autumn 1989 to autumn 1991; density of 3644 stems/ha; basal area of 24.7 m²·ha⁻¹; mean and maximal diameter at breast height (DBH) of 85.9 and 175 mm, respectively; mean and dominant height of 14.8 and 15.7 m, respectively.

The soil was a typical "sol brun lessivé" (French classification), or a Gleyic Luvisol (Food and Agriculture Organization), developed on a rather deep loam. The top horizons, consisting of a silty clay loam, presented a crumb structure. Hydromorphic lenses appeared below 30 cm. An argillic horizon, with a clay content of about 45%, bordered this upper layer between 60 and 80 cm depth. Below 1 m depth, the clay content decreased but bulk density increased continuously up to 1.55 at 1.15 m. Rooting profiles showed that 75% of total roots were contained in the upper layer (0–60 cm), only a few percent were present in the argillic layer (60–70 cm), and 25% were present in the deep layers (80–140 cm). This last soil fraction contained mainly thin and ramified rootlets.

During 1989, a group of five randomly selected trees was used as a representative sample and included all diameter classes present in the stand. Annual rainfall was very low that year (i.e., ~70 mm, which was 10% below the normal mean over the 30 last years), and summer was particularly dry. These trees experienced a significant natural water stress.

During 1990, the group of five trees was watered at regular intervals and used as a well-watered control, while a second group of eight trees was encircled by a 1.20 m deep trench, forming a 14-m² simplified lysimeter. Vertical walls were covered with a black polyethylene sheet. A 2 m high roof intercepted all precipitation below the canopy, and the gley layer at 70 cm depth strongly limited vertical water transport. Water was withheld beginning at the end of June, and the whole lysimeter was rewatered manually on August 23 (day 235); 140 mm of water was applied upon reirrigation. Two scaffolds allowed access to the crowns at 12.5 and 15 m height.

During 1991, another group of 17 trees was submitted to water shortage using the same method. The roof was installed in mid-June, and rewatering was done on November 13 (day 317). Unfortunately, a partial rehydration occurred in this treatment during a thunderstorm (day 269). A small plot of four trees was left under natural conditions and irrigated once at the end of August (day 241).

A weather station including a pyranometer (Kipp & Zonen), a ventilated psychrometer with platinum sensors (model INRA), and an anemometer (Vector Instruments) monitored the microclimate 2 m

above the canopy. Data were logged every 30 min with a Campbell (CR7) data logger, and Penman (1948) potential evapotranspiration (PET) was computed. Rainfall was measured with a rain gauge installed in a nearby clearing.

Canopy interception of global radiation was measured with three linear thermopyranometers (INRA) placed just below the crowns at 13 m above ground level in 1990; they were located at 1.5 m above the soil surface in 1991. Seasonal variation of this parameter was used as an estimate of changes in LAI.

Soil moisture was estimated during the 3 years of the experiment with a Neutron probe (NEA), using three to twelve 1.60 m deep access tubes according to the area of each treatment. Measurements were performed every week during the growing season. Counts were logged every 10 cm for the upper 100 cm, and every 20 cm below 100 cm depth. A polyethylene reflector was used for measurements in the upper soil levels. Soil moisture profiles were used to compute relative extractable water (REW) using eq. 1:

$$[1] \text{ REW} = \frac{R - R_{\min}}{EW}$$

where R was the actual soil water content, R_{\min} is the minimal soil water content observed in the dry plot during the experiments, and EW is extractable water. EW was estimated to be equal to 180 mm from measured water content/water potential relationships.

Leaf water potential was measured once weekly on two leaves from all tested trees, with a pressure chamber. Leaves were sampled in the upper third of the crown, either just prior to dawn (predawn leaf water potential, Ψ_{wp}) or at 1:00 p.m. universal time (UT) during sunny days (minimal leaf water potential, Ψ_{wm}). For the latter case they were kept in polyethylene bags from cutting until measurement (maximum 5 min).

Mean xylem sap-flux density (F_d , dm³·dm⁻²·h⁻¹) was monitored on five trees during summer 1989 and on five drought-stressed and four control trees during 1990; in 1991, sap-flux densities were measured on six drought-stressed and four "natural" trees. Thermal devices as described by Granier (1985, 1987) were inserted in the stems for the whole growing season. Total sap flows (F , dm³·h⁻¹) were estimated from F_d multiplied by actual sapwood area (SA, dm²), which was computed from DBH (dm) using following equation:

$$[2] \text{ SA} = 2.449\pi \text{ DBH} - 34.098, \quad r^2 = 0.951, \quad n = 10 \text{ cores}$$

Specific hydraulic conductance from soil to leaves (g_L , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$) was computed as in Cohen et al. (1983) from

$$[3] \text{ } g_L = \frac{F_d}{\Psi_{wp} - \Psi_{wm}}$$

g_L was only estimated from data obtained on bright, sunny days.

Stand transpiration (T_h , mm·h⁻¹) was computed as

$$[4] \text{ } T_h = \text{SA}_T \sum F_{di} p_i$$

where SA_T is the stand sapwood area per unit of ground area (dm²·m⁻²), F_{di} is the sap-flux density of tree i , and p_i is the proportion of trees with sapwood area SA_i in the stand; five classes of SA were used in 1989, three in 1990, and three in 1991.

To validate this evaluation of T , we computed stand evapotranspiration obtained with the water balance method. Weekly measurements of soil water content and of throughfall during the three consecutive growing seasons were used.

Canopy conductance was evaluated hourly from sap flow and climatic data using the Monteith (1973) transformation of the Penman equation and assuming that vapor flux was equal to instantaneous stand transpiration (T_s) calculated from xylem sap-flux densities:

$$[5] \text{ } g_c = \frac{l}{r_c} = \frac{\lambda \gamma T_s / r_s}{\Delta(R_n - G) + \rho C_p \text{ VPD} / r_s - \lambda T_s (\Delta + \gamma)}$$

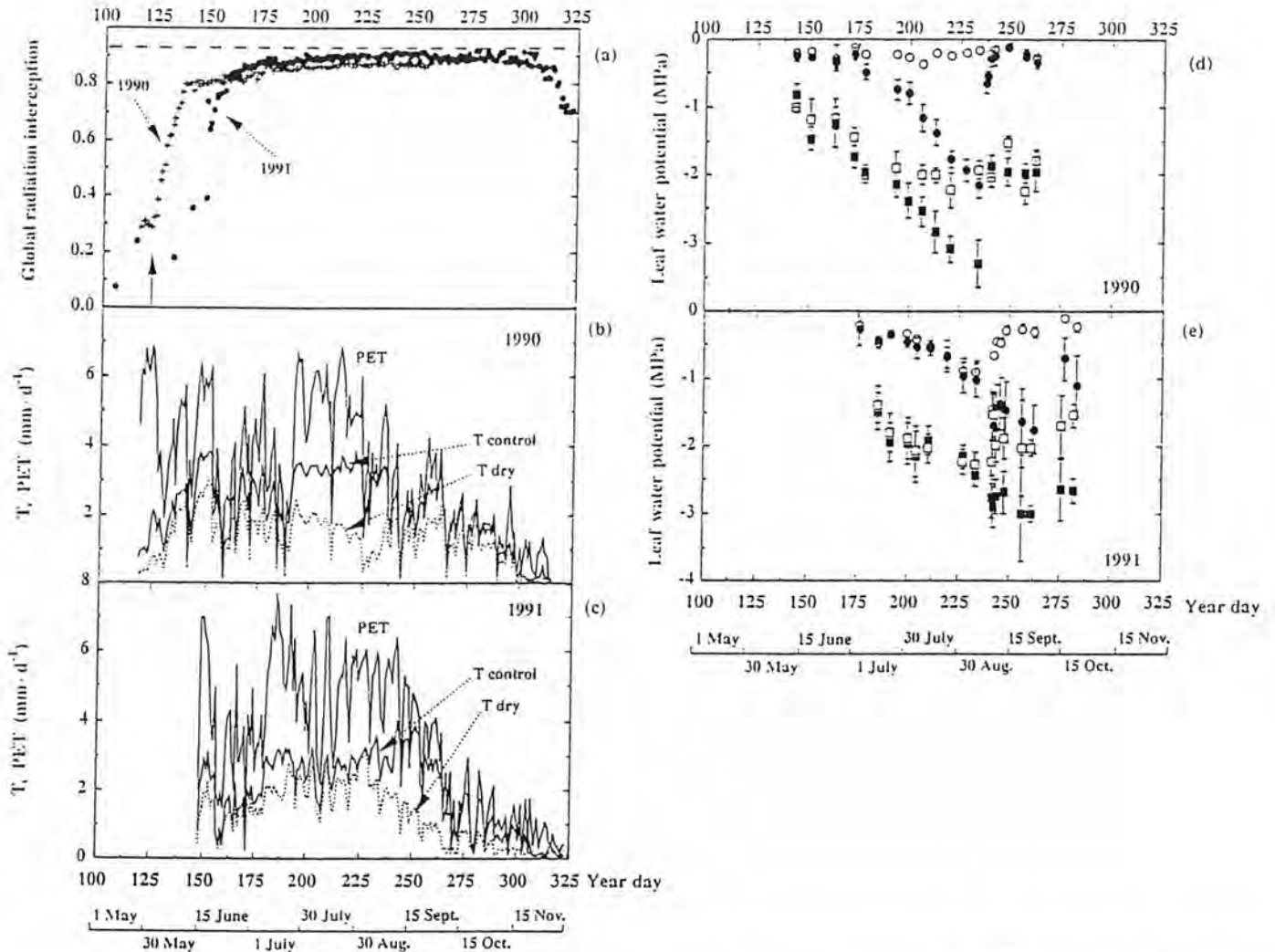


FIG. 1. Seasonal evolution of (a) interception of global radiation by the canopy during 1990 (crosses) and 1991 (circles) (the vertical arrow shows the date of frost in 1991), (b-c) daily transpiration (T) of control (line) and stressed (broken line) trees and of Penman potential evapotranspiration (PET) during summers 1990 and 1991, and (d-e) predawn (circles) and minimal (squares) leaf water potentials (means of five replicates \pm SD) of control (open symbols) and drought-stressed (solid symbols) *Quercus petraea* trees during summers 1990 and 1991. The dry plot was rewatered at day 233 in 1990.

where

- g_c is canopy conductance to water vapor ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$)
- r_a is aerodynamic conductance, calculated from wind speed and mean height of the stand using the Monteith (1973) equation
- T_i is stand transpiration ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
- λ is latent heat of water evaporation ($\text{J} \cdot \text{kg}^{-1}$)
- Δ is slope of the saturation vapor pressure function ($\text{Pa} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$)
- R_n is net radiation ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$)
- G is heat flux in soil and canopy ($\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$)
- VPD is vapor pressure deficit (Pa)
- γ is psychrometric constant ($\text{Pa} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$)
- ρ is air density ($\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$)
- C_p is heat capacity of the air ($\text{J} \cdot \text{kg}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$)

Morning values (before 8:00 a.m. UT), and measurements made during rain events and 1 h after, were discarded from the calculation, as in this case available energy is consumed for free-water evaporation and not for transpiration. Heat fluxes into soils have been computed

during another experiment at this site (L. Gay, personal communication). As they never exceeded $30 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, and usually were between 10 and $20 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, we neglected them for final computation. Heat fluxes in the biomass were computed from a simple model based on (i) hourly temperature variations, (ii) an estimate of stand biomass, and (iii) a mean heat capacity of trees.

Stomatal conductance to water vapor (g_s) was averaged from five individual measurements on sun-exposed leaves from the upper crown between 11:00 and 12:00 a.m. UT, once weekly on bright, sunny days. A steady-state porometer (LI-1600, LI-COR, U.S.A.) was used, and the leaf area enclosed in the porometer was measured with a video camera coupled to an image analyzer (Delta-T Devices, U.K.).

Results

Evolution of radiation interception, daily transpiration, and leaf water potentials

Seasonal evolution of radiation interception in 1990 showed a steep increase until day 140 (Fig. 1a), caused by leaf expansion during the first growth flush, and a slow increase until day 180, accompanying the second leaf flush. A third leaf flush was observed on a few trees, but it had no effect on total

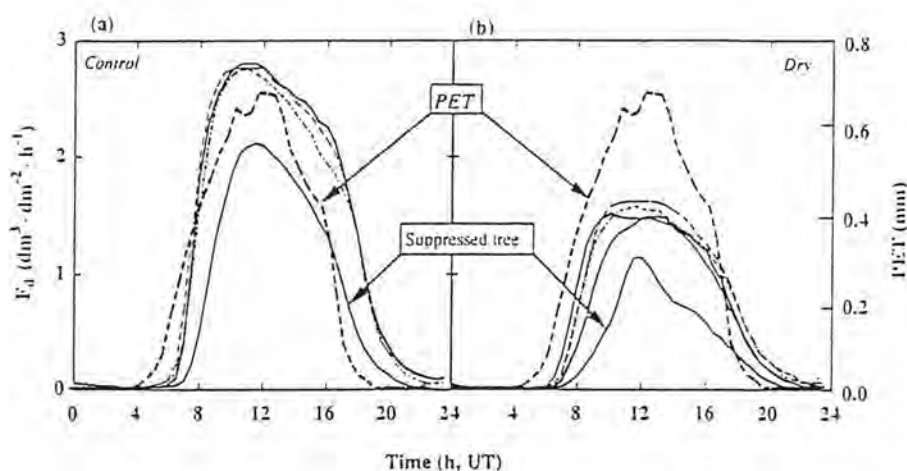


FIG. 2. Diurnal variation of xylem sap-flux density (F_d) measured on (a) four control and (b) five drought-stressed *Quercus petraea* on July 19, 1990, as compared with Penman potential evapotranspiration (PET) measured above the canopy. Measurements were made on four dominant and one suppressed tree. Predawn leaf water potential = -0.8 MPa for the stressed trees and -0.3 MPa for the control trees.

TABLE 1. Comparison of values of annual stand transpiration as estimated from the water balance technique (ET) and from sap-flow measurements (SF), during three successive growing seasons

	Period (days)*	Treatment	ET (mm)	SF (mm)	Difference (%)
1989	200–306	Control	157	138	-12
1990	201–312	Control	235	222	-6
	138–235	Drought	154	141	-8
1991	163–289	Control	308	294	-5
	163–239	Drought	151	150	-1

*Days of the year.

LAI nor on radiation interception. In 1991, a frost occurred during bud break and delayed leaf expansion by about 3 weeks in comparison with 1990. As a consequence, a rather slow but continuous increase was observed all summer 1991 until autumn, probably due to lamina shoots expansion or disorders in growing flushes. Maximal values of radiation interception during summer 1991 (around 80%) were higher than during 1990, as below-canopy radiation was measured closer to the soil surface.

Two methods of measuring stand transpiration were compared: evapotranspiration, which was calculated by means of the water balance method, and sap flow. Table 1 shows good agreement between both methods over the 3 years of the experiment. Evapotranspiration displayed slightly higher values than sap flow, probably because of soil evaporation: the maximal difference (12.1%) was observed during 1989.

Figures 1b and 1c display the seasonal fluctuations of the daily Penman PET and of transpiration (T) of control and drought-stressed trees during 1990 and 1991. In the control plot T was slightly, but not significantly (Student's t -test, $p = 0.05$), higher than in the drought-stressed plot, even at high soil water content. Increasing drought (between days 195 and 235 during 1990; between 225 and 260 during 1991, Fig. 1c) significantly reduced transpiration of stressed trees.

Figure 1d shows the evolution of Ψ_{wp} and Ψ_{wm} during 1990. Ψ_{wp} of control trees remained almost constant during the whole period, with a slight reduction from -0.3 to -0.4 MPa during the driest periods; in fact, and despite frequent rewa-

tering, control trees were probably subjected to a slight water stress during approximately 10 days from day 200 on. The difference between Ψ_{wp} and Ψ_{wm} ($\Delta\Psi_w$) increased during the first weeks, in parallel with leaf expansion (second growth flush), and remained relatively constant thereafter at the high value of about 2 MPa. Drought induced a progressive and parallel decline of Ψ_{wp} and Ψ_{wm} to values of -2.2 and -3.6 MPa, respectively, prior to reirrigation. $\Delta\Psi_w$ remained almost constant during drought at about 1.3 MPa. During 1991 (Fig. 1e), mean Ψ_{wp} and Ψ_{wm} were -1.7 and -2.9 MPa, respectively, on September 19 (day 262), indicating that the 1991 drought had been less severe and had occurred later in the season. Control trees showed lower predawn water potential than in 1990 because of inadequate irrigation.

Water fluxes and transpiration

The daily evolution of xylem sap-flux densities (F_d) of well-watered trees, as monitored during a bright day in 1990 on all trees, revealed a good correlation with Penman PET (Fig. 2). All well-watered trees displayed the same F_d (but not the same total sap flow), with the exception of a suppressed individual with much lower values. This observation confirms the uniform participation of dominant and codominant trees to the canopy transpiration on a sapwood area basis, as assessed in eq. 4. Drought-stressed trees were at a moderate stress intensity ($\Psi_{wp} = -0.8$ MPa) and already displayed a strongly reduced F_d . The suppressed individual in the stressed plot again displayed a lower F_d .

Stand transpiration

Daily stand transpiration (T) of control trees, calculated from eq. 4 during the period of optimal water supply (i.e., before day 200), reached maximal values of about 3.8 mm·d⁻¹, while PET attained 6 mm·d⁻¹. The relationship between T and PET diverged from linearity with increasing PET (Fig. 3), probably because of decreased canopy conductance induced by stomatal closure during days of high PET. In fact, canopy conductance, computed as in eq. 5 on an hourly basis, could be fitted to a model derived from Lohammar (as cited in Halldin et al. 1980). This model uses hourly means of global radiation above the canopy (R_g) and of vapor pressure deficit (VPD) as variables, and a nonlinear regression (Gauss-Marquardt algorithm):

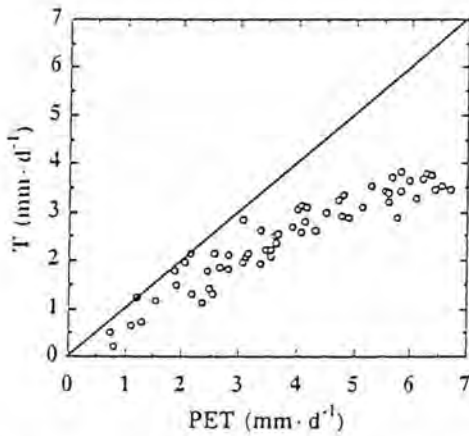


FIG. 3. Relationship between Penman potential evapotranspiration (PET) and daily transpiration (T) of control trees in the *Quercus petraea* stand (in 1990) as calculated from measured xylem sap-flux densities. Values from days 140 to 200, that is, after completion of the second growth flush and during the period of optimal water supply to control trees, were plotted. The diagonal represents the optimal 1:1 relationship.

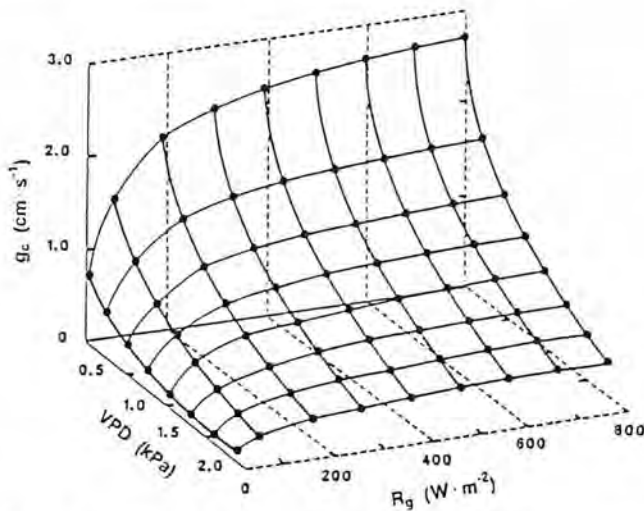


FIG. 4. Response surface relationship between canopy conductance (g_c), as calculated on an hourly basis from Penman-Monteith equation; global radiation (R_g); and vapor pressure deficit (VPD) for control trees of the *Quercus petraea* stand. Data were gathered during summer 1990.

$$[6] \quad g_c = \frac{R_g}{R_g + 65} (3.26 - 0.98 \ln(\text{VPD}))$$

$r^2 = 0.89, n = 500$

The resulting model is presented in Fig. 4. It clearly shows very strong negative effects of VPD on canopy conductance, at all levels of irradiance.

Effects of restricted water supply

The evolution of the weekly averaged ratio of transpiration of drought-stressed versus control trees as a function of decreasing relative extractable soil water (REW) displayed two successive phases during 1990: relative stability around 0.8 until a REW threshold of about 0.4 and a strong decrease thereafter (Fig. 5). But transpiration of drought-stressed trees

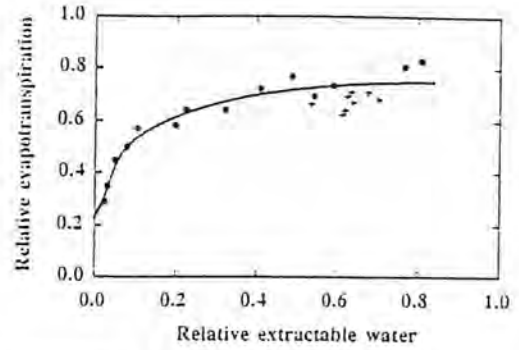


FIG. 5. Relationship between the ratio of transpiration rates of drought-stressed and control *Quercus petraea* trees (weekly mean values) and relative extractable soil water during an increasing drought in 1990. Circles represent the drought, and crosses represent values after complete rehydration of the dry plot. Line was fitted by eye.

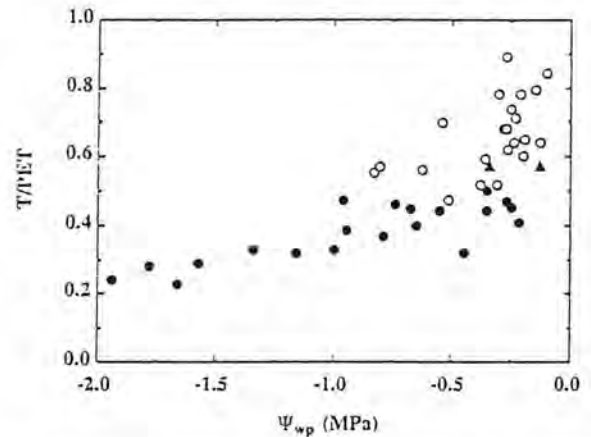


FIG. 6. Relationship between mean relative daily canopy transpiration (ratio T/PET) of control (open circles) and drought-stressed (solid circles) trees and predawn leaf water potential (Ψ_{wp}). Black triangles represent values measured on previously stressed trees after rewatering. Only values measured after completion of the second growth flush were plotted. Means were calculated over a 10-day period, during 1990 and 1991 summers.

remained significantly high for very low values of REW (60% of controls at 0.2, and 30% with maximal drought). Rehydration allowed an almost immediate (i.e., in 2-3 days) recovery to values very close to the initial ones. The stress effects on transpiration were therefore almost completely reversible. Maximal values of relative transpiration were significantly lower than 1.0; this was probably due to wounding of the root system of the dry plot during the trench excavation.

Another interesting feature of these stress effects involved the relationship between Ψ_{wp} and the ratio of transpiration and PET (Fig. 6). This ratio declined slowly from 0.8 to about 0.2 at maximal stress ($\Psi_{wp} = -2.0$ MPa), indicating maintenance of significant transpiration during water shortage. As already stated, rehydration was followed by an almost complete and rapid recovery of relative transpiration.

The seasonal variation (1990 experiment) of the specific hydraulic conductance (g_L) of *Q. petraea* (Fig. 7) showed a decline during early summer in both treatments, despite an important interindividual variability. Later, g_L remained constant over the summer for control trees, but declined again with drought on stressed trees. Reirrigation of the latter allowed

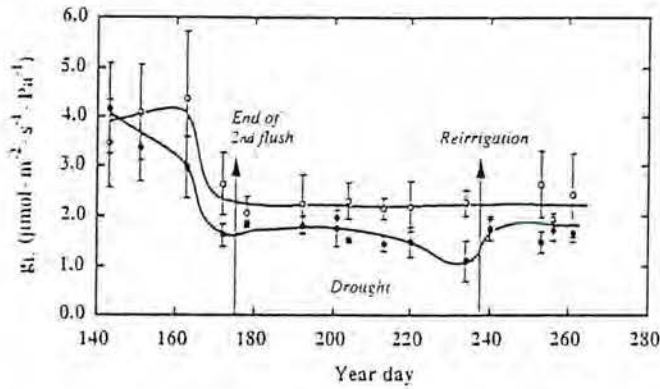


FIG. 7. Seasonal variation of mean specific hydraulic conductance (g_L) of control and drought-stressed trees of *Quercus petraea* during 1990. Arrows show end of second leaf flush, and end of drought, respectively. Solid circles represent the drought-stressed trees, and the open circles represent the control trees. Data presented are means of three dominant trees \pm SD of the mean for each treatment. Lines are fitted by eye.

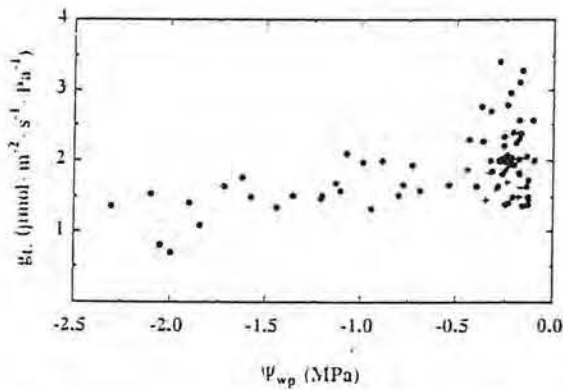


FIG. 8. Relationship between specific hydraulic conductance (g_L) and predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) of individual *Quercus petraea* during 1990. Values presented are from day 180 to the end of measurement period. Crosses represent previously stressed trees after rewatering.

return to prestress values of g_L . Between Ψ_{wp} of -0.5 and -2.5 MPa, drought induced a slight decline in g_L when plotted as a function of Ψ_{wp} (Fig. 8). Nevertheless, g_L remained relatively high even at the strongest stress intensities (around 50% of prestress values).

Seasonal variation of 1991 midday stomatal conductance (g_s) of sun-exposed leaves from the upper canopy displayed significant variations (Fig. 9a). On control trees, an initial increase, probably due to leaf maturation, was followed by a decline, which was reversed after manual rewatering (day 241) and was relatively constant during late summer. Stomatal conductance of dry trees was not significantly different from that observed on control trees up to day 240, as the control plot was not irrigated during this period. Later, dry trees showed much lower g_s . The relationship between Ψ_{wp} and g_s revealed a rather gradual decline with increasing stress intensity (Fig. 9b).

Discussion and conclusion

The estimation of stand transpiration based on sap-flow monitoring yielded results very close to those obtained from

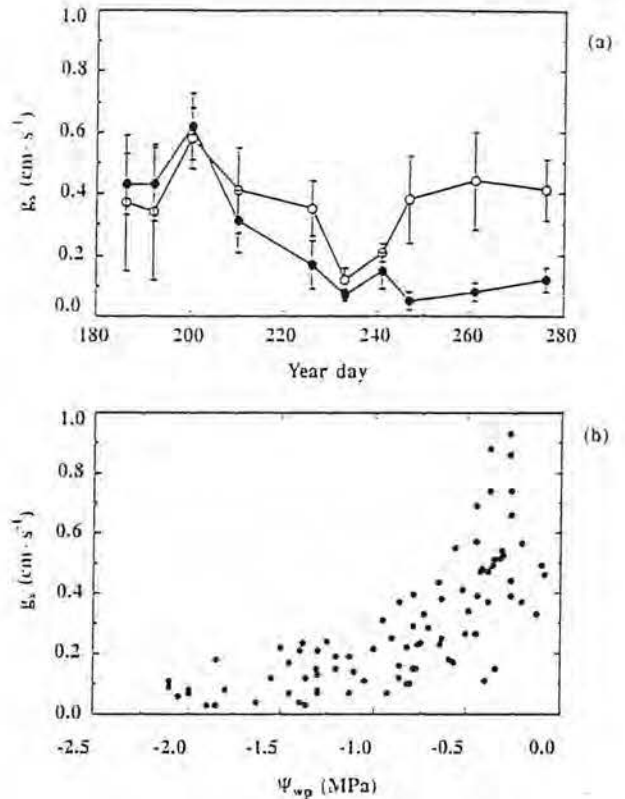


FIG. 9. (a) Seasonal variation of mean midday stomatal conductance (g_s , \pm SD) measured on 10 sun-exposed leaves of the upper canopy of two control (open circles) and three drought-stressed (solid circles) *Quercus petraea* of each treatment. (b) Relationship between g_s and predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) of individual trees (mean values of five replicates) of *Quercus petraea*.

the water balance method. This again demonstrated the reliability of this technique (Granier 1987; Granier et al. 1990). Daily transpiration of our oak stand reached $3.8 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ during the first weeks of summer. These values are of the same order of magnitude as those reported by Penka (1985) (3.2 to $3.4 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$, measured with heat balance xylem flow-meters) and by Nizinski and Saugier (1989) ($3.3 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$, water balance method), both of which were obtained on older *Q. petraea* stands. Measurements made on conifer stands yielded similar values: around $3.6 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ on *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco (Granier 1987) and 3 to $3.5 \text{ mm}\cdot\text{d}^{-1}$ on *Pinus pinaster* Ait. (Loustau et al. 1990).

Transpiration of this stand under well-watered conditions was very close to the Penman PET at low values but diverged strongly when PET exceeded $4 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$. This effect may be related to limitations of canopy conductance (g_c) by stomatal closure induced by high VPD. Calculations of g_c on an hourly basis confirmed this hypothesis. It was also reported by Shuttleworth (1989) on different temperate and tropical species, including conifers and broad-leaved species. Measurements of stomatal conductance and net CO_2 assimilation rates on the same trees revealed a strong midday stomatal closure during hot days with high VPD (Epron et al. 1992). In fact, midday stomatal closure induced by high VPD is a very common feature of most tree species (Tenhunen et al. 1987) and may explain limitations of maximal transpiration in the absence of soil water deficits.

Total specific hydraulic conductance (g_L) estimated from sap-flux densities and Ψ_{wp} (Cohen et al. 1983) revealed changes in the liquid-water path from soil to leaves. Values of g_L obtained from oaks during summer ($2.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$) appeared significantly lower than those from a few tested conifers: 3.3, 3.7, and $4.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$ for *Picea abies* (L.) Karst., *Abies bornmulleriana* Natt., and *Pinus pinaster*, respectively (Granier et al. 1990). But the definition of g_L based on sap-flux densities in the sapwood probably cannot be used for direct comparisons between conifers and broad-leaved species: in the latter case, sap transport is probably restricted to a few external rings of the sapwood. Using measurements at different depths in oak stems, we observed (unpublished data) that 80% of the total sap flow occurred in the first 11 mm (i.e., in five or six annual rings). Therefore, mean sap-flux densities based on our estimated sapwood area were probably underestimated. In fact, we measured sap-flux densities of about $2.5\text{--}3 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, which were surprisingly close to those of conifers: $1.5\text{--}2 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (Granier 1987; Granier and Claustres 1989) in *Pseudotsuga menziesii* and *Picea abies*, and $2.5 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ in well-watered *Abies bornmulleriana* (Granier and Colin 1990) and in *Pinus pinaster* (Loustau et al. 1990). An estimate based on total sap flow related to leaf area yielded in our case values of about $1.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$, which is very close to values obtained for *Quercus alba* L. by Thompson and Hinckley (1977) and for *Quercus rubra* L. by Reich and Hinckley (1989).

The strong decline in g_L we observed during spring until the beginning of July had previously not been described. Two factors could explain such a decrease. (i) A reduction of the soil water content in the upper soil levels could have reduced hydraulic conductance of the soil compartment, and as a consequence, g_L . But we observed a good stability of Ψ_{wp} during this period; and the decline in g_L was mainly related to decreasing midday water potentials, associated with increasing total transpiration. Changes in soil water content were therefore probably not the main cause for the observed decreases in g_L . (ii) There is a long delay between cambial activation, which rapidly produces rapidly the large and functional xylem vessels of earlywood, and leaf area expansion in ring-porous and deciduous species such as oaks (Lachaud and Bonnemain 1981; Essiamah and Eschrich 1986). In fact, we observed a good concordance between the dates of stabilization of g_L and those for leaf expansion cessation (as shown by radiation interception). The initial decrease in g_L could therefore be the result of a decrease in leaf specific conductance, i.e., in the ratio of sapwood area to total leaf area. An alternative explanation of decreasing g_L from spring to summer could involve a transition of sap flow from earlywood to latewood vessels, but until now no direct measurements have confirmed this hypothesis (Abrams 1990).

The intensity of drought imposed on our trees was rather high. Values of Ψ_{wp} below -2.0 MPa, as were observed here, are very seldom measured under natural conditions. During the dry summer of 1989, Ψ_{wp} never dropped below -1.5 MPa (N. Bréda, unpublished). Measurements made on conifers revealed minimal values between -1.4 and -2.0 MPa during the drought of 1976 (Aussenac and Granier 1978). Some other measurements were made during the period of maximal water shortage in September 1991 (data unpublished) on adult *Pseudotsuga menziesii* and *Picea abies* in a forest close to the oak experiment. Values of Ψ_{wp} were, respec-

tively, -2.0 and -1.6 MPa. Stresses of the same order of magnitude were detected on *Q. alba* in the stand (Dougherty and Hinckley 1981).

Drought induced a slight decline in g_L in addition to the initial decrease during leaf expansion. This decline may be explained by two hypotheses. (i) The onset of xylem embolism in twigs and petioles induces a decrease of the hydraulic conductance. But estimates of vulnerability to embolism made on petioles and twigs of *Q. petraea* by Cochard et al. (1992) revealed a remarkable resistance of the xylem to cavitation. Significant embolism appeared only when leaf water potentials dropped below -2.5 MPa. Moreover, measurements of hydraulic conductance in the twigs and petioles of our stressed trees revealed only limited losses of conductance (less than 30%) restricted in 1990 and 1991 to a few individuals (Cochard et al. 1992). We may therefore conclude that the reductions in g_L were probably more related to changes in soil to root hydraulic conductance.

The observed decrease in g_L was analogous to that reported for *Q. alba* by Thompson and Hinckley (1977), and for *Quercus marilandica* and *Q. rubra* by Reich and Hinckley (1989). But *Picea abies* or *Abies bornmulleriana* showed a steeper drought-induced decline in g_L than did our oak trees (Granier and Claustres 1989; Granier et al. 1989). Precise origin of such interspecific differences is still a matter of discussion. Embolism was probably not involved in either case, as minimal leaf water potentials remained in all cases above the thresholds for cavitation induction measured by Cochard (1992) and Cochard et al. (1992). Rooting patterns were very different in both situations. Our oaks showed rather deep rooting, in a soil with two different compartments; the upper layer (0–60 cm) contained 75% of the total number of roots, while the lower one (70–140 cm) bore only 25%, with very fine and strongly ramified rootlets (N. Bréda, unpublished). Water use dynamics in both compartments were also different, water being extracted much more rapidly from the upper than from the lower horizon. In contrast, the conifers measured earlier were growing in a shallow and homogeneous soil limited by a clay layer at 70 cm (Granier et al. 1989). Recent observations (N. Bréda and A. Granier, unpublished) made in the same stand revealed that Ψ_{wp} was close to values of soil water potential measured in the wettest but still rooted soil layers, as reported by Aussenac et al. (1984) for *Pseudotsuga menziesii*. This ability to exploit deep soil layers could be a general property of oak species, which are often reported to be more deeply rooted than surrounding trees of other species (see review by Abrams 1990).

Another feature related to drought tolerance was the maintenance of relatively high daily transpiration rates during stress, implying that stomata remained open at least during parts of the day. In fact, midday stomatal conductance of sun-exposed leaves never dropped below $0.05 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$, and simultaneous measurements of photosynthesis on the same trees revealed maintenance of high rates of net CO_2 assimilation rates in the morning, followed by strong midday declines (Epron et al. 1992). Stomatal conductance of shade leaves probably remained above these values, and total transpiration was less reduced than would have been expected from sun leaf conductance alone.

The absence of strong connections between stomatal conductance and leaf water potential has been frequently discussed. Changes in the soil water content in the environment of upper roots has been shown to induce modifications in

stomatal conductance through root–shoot signalling (Davies and Zhang 1991); in particular, soil impedance, which is a function of soil water content, may control stomatal aperture (Masle and Passioura 1987; Tardieu et al. 1991). A second year of measurements with the same trees, and the search for abscisic acid in the xylem sap, should help us understand how stomata adapt to decreasing soil humidity under stand conditions. But we could hypothesize that early reduction in relative extractable water has no consequence on the bulk leaf water potential of the tree, probably because of the presence of large amounts of deeper roots able to maintain sufficient water supply.

Acknowledgements

This study was partly supported by a European Community project (Water stress, xylem dysfunctions and dieback mechanisms in European oaks, STEP CT90-0050). The authors are grateful to F. Willm and B. Clerc, who constructed the scaffolds, prepared the experimental plot, and participated in many measurements, and to P. Gross, who greatly helped with the electronics.

- Abrams, M.D. 1990. Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol.* 7: 227–238.
- Aussenac, G., and Granier, A. 1978. Quelques résultats de cinétiques journalières de potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. For.* 35: 19–32.
- Aussenac, G., Granier, A., and Ibrahim, M. 1984. Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco). *Acta Oecol. Oecol. Plant.* 5(3): 241–253.
- Bahari, Z.A., Pallardy, S.G., and Parker, W.C. 1985. Photosynthesis, water relations, and drought adaptation in six woody species of oak–hickory forests in central Missouri. *For. Sci.* 31: 557–569.
- Becker, M., and Lévy, G. 1983. Le dépérissement du chêne en Forêt de troncçais. Les causes écologiques. *Ann. Sci. For.* 39: 439–444.
- Bochard, H. 1992. Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol.* 11: 73–83.
- Bochard, H., Bréda, N., Granier, A., and Aussenac, G. 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). *Ann. Sci. For.* 49: 225–233.
- Cohen, Y., Fuchs, M., and Cohen, S. 1983. Resistance to water uptake in a mature citrus tree. *J. Exp. Bot.* 34: 451–460.
- Davies, W.J., and Zhang, J. 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 42: 55–76.
- Delatour, C. 1983. Les dépérissements de chênes en Europe. *Rev. For. Fr.* 35: 265–282.
- Delatour, C. 1990. Dépérissements des chênes et pathogènes. *Rev. For. Fr.* 42: 182–185.
- Dougherty, P.M., and Hinckley, T.M. 1981. The influence of a severe drought on net photosynthesis of white oak (*Quercus alba*). *Can. J. Bot.* 59: 335–341.
- Dreyer, D., Dreyer, E., and Bréda, N. 1992. Photosynthesis of oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) during drought under field conditions: diurnal evolution of net CO₂ assimilation and photochemical efficiency of photosystem II. *Plant Cell Environ.* 15: 809–820.
- Essiama, S., and Eschrich, W. 1986. Water uptake in deciduous trees during winter and the role of conducting tissues in spring reactivation. *IAWA (Int. Assoc. Wood Anat.) Bull. New Ser.* 7: 31–38.
- Granier, A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42: 193–200.
- Granier, A. 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3: 309–320.
- Granier, A., and Claustres, J.P. 1989. Relations hydriques dans un épicéa (*Picea abies* L.) en conditions naturelles : variations spatiales. *Acta Oecol. Oecol. Plant.* 10: 295–310.
- Granier, A., and Colin, F. 1990. Effets d'une sécheresse édaphique sur le fonctionnement hydrique d'*Abies bornmulleriana* en conditions naturelles. *Ann. Sci. For.* 47: 189–200.
- Granier, A., Bréda, N., Claustres, J.P., and Colin, F. 1989. Variation of hydraulic conductance of some adult conifers under natural conditions. *Ann. Sci. For.* 46: 357s–360s.
- Granier, A., Bobay, V., Gash, J.H.C., Gelpe, J., Saugier B., and Shuttleworth, W.J. 1990. Vapour flux density and transpiration rate comparisons in a stand of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) in Les landes forest. *Agric. For. Meteorol.* 51: 309–319.
- Haldin, S., Grip, H., Jansson, P.E., and Lindgren, A. 1980. Micro-meteorology and hydrology of pine forest ecosystems. II Theories and models. *In* Structure and function of northern coniferous forests. An ecosystem study. *Ecol. Bull.* 32: 463–503.
- Hinckley, T.M., Dougherty, P.M., Lassoie, J.P., Roberts, R.E., and Teskey, R.O. 1979. A severe drought: impact on tree growth, phenology, net photosynthesis rate and water relations. *Am. Midl. Nat.* 102: 307–316.
- Lachaud, S., and Bonnemain, J.L. 1981. Xylogénèse chez les dicotylédones arborescentes. I. Modalités de la remise en activité du cambium et de la xylogénèse chez les hêtres et les chênes âgés. *Can. J. Bot.* 59: 1222–1230.
- Lévy, G., Becker, M., and Duhamel, D. 1992. A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks: radial growth in the center and northwest of France. *For. Ecol. Manage.* 55: 51–63.
- Loustau, D., Granier, A., and El Hadj Moussa, F. 1990. Evolution saisonnière du flux de sève dans un peuplement de pins maritimes. *Ann. For. Sci.* 21: 599–618.
- Masle, J., and Passioura, J.B. 1987. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 14: 643–656.
- Monteith, J.L. 1973. Principles of environmental physics. Edward Arnold, London, United Kingdom.
- Nizinski, J.J., and Saugier, B. 1989. Dynamique de l'eau dans une chênaie (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) en forêt de Fontainebleau. *Ann. Sci. For.* 46: 173–186.
- Penka, M. 1985. Some physiological processes in the ecosystem of a floodplain forest. *In* Floodplain forest ecosystem. I. Before water management measures. *Dev. Agric. Managed-for. Ecol.* 15A: 295–324.
- Penman, H.L. 1948. Natural evaporation from open water, bare soils, and grass. *Proc. R. Soc. Ser. A.* 193: 120–145.
- Reich, P.B., and Hinckley, T.M. 1989. Influence of pre-dawn water potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximum daily leaf conductance in two oak species. *Funct. Ecol.* 3: 719–726.
- Shuttleworth, W.J. 1989. Micrometeorology of temperate and tropical forest. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 324: 299–334.
- Tardieu, F., Katerji, N., Bethenod, O., Zhang, J., and Davies, W.J. 1991. Maize stomatal conductance in the field: its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. *Plant Cell Environ.* 14: 121–126.
- Tenhunen, J.D., Pearcy, R.W., and Lange, O.L. 1987. Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments. *In* Stomatal function. Edited by E. Zeiger, G.D. Farquhar, and I.R. Cowan. Stanford University Press, Stanford, Calif. pp. 323–351.
- Teskey, R.O., and Hinckley, T.M. 1981. Influence of temperature and water potential on root growth of white oak. *Physiol. Plant.* 52: 363–369.
- Thompson, D.R., and Hinckley, T.M. 1977. A simulation of water relations of white oak based on soil moisture and atmospheric evaporative demand. *Can. J. For. Res.* 7: 400–409.

Publication 2

Effects of soil water depletion on water relation of *Quercus petraea* and *Quercus robur*
under natural conditions at Champenoux forest (France).

Bréda N., Granier A., Dreyer E., Cochard H.

Ann. Sci. For., 1993, 50 : 571-582.

Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress

N Bréda, H Cochard, E Dreyer, A Granier *

INRA, Laboratoire de Bioclimatologie et Écophysiologie, Champenoux, F54280 Seichamps, France

(Received 6 January 1993; accepted 2 June 1993)

Summary — Water relations were analysed in adult oaks (*Quercus petraea* and *Q robur*) during a period of water shortage in a simplified lysimeter. Sap flux densities and stomatal conductance were reduced by $\approx 70\%$ at maximal drought intensity. Predawn leaf water potential then ranged from -1.7 to -2.0 MPa. The slightly lower transpiration observed in pedunculate oaks could be ascribed to their smaller crown development. Nevertheless, no significant difference in stomatal conductance could be observed between the two species. They also had the same percent loss of conductivity ($\approx 80\%$) in petioles at maximal drought intensity when midday leaf water potential had dropped to ≈ -3.0 MPa. Finally, good agreement was found between observed losses of hydraulic conductivity during *in situ* dehydration and the vulnerability curves obtained under laboratory conditions. The shifts in maximal conductivity observed in some droughted trees probably accentuated discrepancies between field and laboratory data. However, a correction procedure helped overcome these artifacts.

drought / xylem / cavitation / stomatal conductance / sap flux / *Quercus petraea* / *Quercus robur*

Résumé — Comparaison en conditions naturelles de la transpiration, de la conductance stomatique et de la vulnérabilité à la cavitation de *Quercus robur* et *Q petraea* soumis à un stress hydrique en forêt de Champenoux (France). L'étude compare le comportement hydrique de chênes sessiles (*Quercus petraea*) et pédonculés (*Q robur*) adultes en conditions de dessèchement du sol. Les mesures de flux de sève et de conductance stomatique ont montré une diminution de 65 à 70% de ces paramètres au maximum de la sécheresse. Les potentiels de base atteints

* Correspondence and reprints.

Abbreviations: F_d : sap flux density ($\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$); g_s : midday stomatal conductance to water vapor ($\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$); k_i : initial hydraulic conductivity of petioles ($\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$); K_{max} : maximal hydraulic conductivity of petioles after 2 flushes at high pressure ($\text{kg} \cdot \text{m} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{MPa}^{-1}$); ψ_{wm} : midday leaf water potential (MPa); ψ_{wp} : predawn leaf water potential (MPa).

étaient alors compris entre $-1,7$ et $-2,0$ MPa. Une transpiration légèrement plus faible observée pour le chêne pédonculé a été interprétée comme résultant de différences dans le statut social des 2 espèces. Toutefois, aucune différence significative de conductance stomatique n'a pu être mise en évidence entre les 2 espèces, qui apparaissent toutes 2 comme assez tolérantes à la sécheresse. Au plus fort de la sécheresse, les 2 espèces ont montré des pourcentages d'embolie de l'ordre de 70 à 80% dans leurs pétioles, alors que le potentiel hydrique foliaire minimum atteignait $-3,0$ MPa. Enfin, une bonne concordance entre les mesures de perte de conductivité réalisées lors du dessèchement progressif in situ, et les courbes de vulnérabilité établies au laboratoire a été mise en évidence. Cependant, des dérives de conductance maximale en cours de sécheresse ont été à l'origine de certaines des différences observées. Dans ce cas, une procédure de correction du pourcentage d'embolie a permis de contrebalancer cet effet.

chêne sessile / chêne pédonculé / flux de sève / cavitation / sécheresse / conductance stomatique / xylème

INTRODUCTION

The distribution of species in the genus *Quercus* (oaks) depends partly on water availability. Large differences in drought tolerance are found among oak species. Among western European oak species, sessile oak (*Quercus petraea*) is known to be more tolerant to water shortage and to require less fertile soils than pedunculate oak (*Quercus robur*) (Becker *et al*, 1982).

In the northern half of France, deep soils with high fertility and periods of waterlogging, due to the presence of a clay layer, are common (Pardé, 1942). On these sites, sessile and pedunculate oaks can grow together. They are found in mixed stands comprised of small groups of each species rather than being intermixed. Becker (1986) showed differences in vigor and growth rates between species, with sessile having a clear advantage over pedunculate oak. This observation is also confirmed by forest managers. When both *Q. robur* and *Q. petraea* grow together in the same site, sessile oak is always taller, larger in diameter and healthier than pedunculate oak. Some forest management texts even suggest replacing the latter by the former whenever possible (Poskin, 1934).

Furthermore, periods of oak decline and dieback occurred following the 1976 drought. The drought affected mainly pedunculate oaks (Becker and Lévy, 1982). Apparently, this species appears to be more sensitive to dry periods. On the other hand, we concluded recently (Bréda *et al*, 1993) that sessile oak was rather drought-tolerant, as are most North American oaks (Abrams, 1990).

An explanation for these frequently observed differences in the ecological requirements of both species may be related to water transport efficiency, and to possible involvement of cavitation and embolism in stress reactions. Cochard *et al* (1992) showed that *Q. robur* was more prone to water-stress-induced embolism than *Q. petraea*. However our measurements were made on branches rapidly dehydrated under laboratory conditions. These observations have to be confirmed with adult trees under natural conditions, and the importance of cavitation in drought reactions of trees in the stand has to be assessed (Cochard *et al*, 1992).

This paper presents a comparative analysis of water relations between trees of these 2 species growing in a natural mixed stand. Sensitivity of mature trees to drought was assessed using an imposed water shortage in a simplified lysimeter.

Seasonal time-course of water relations of both watered and droughted trees was monitored and analysed.

MATERIAL AND METHODS

Experimental plots

Effects of water stress on *Q. petraea* and *Q. robur* were compared in 2 groups of 8 trees (4 of each species) in a 30-yr old, 16-m high mixed stand in the Forest of Champenoux, near Nancy, France (48°44N, 6°14E, elevation: 237 m). Two scaffolding towers allowed measurements in the crowns, each giving access to 4 trees of each species. These experimental plots have been extensively described elsewhere (Bréda *et al.*, 1993) and consist of a control plot and a dry plot. The dry plot consists of a 5 x 5 m square that includes 17 trees and is surrounded by a 1.4-m deep trench. A water-tight roof covered the soil below the crowns. The comparative study was carried out during 2 successive seasons:

- During 1991, the control plots was left under natural conditions during the first part of the season and watered by manual irrigation at the end of August (d 241, 2 irrigations of 60 mm each). In the dry plot, water supply was withheld since end of June (day 170). Unfortunately, a late frost in spring immediately after leaf emergence completely killed the bursting buds and induced a 3-wk delay in leaf flushing. A limited rehydration occurred in this treatment as a consequence of leaks which occurred during a thunderstorm (d 278, Oct 4). The whole lysimeter was completely rewatered in late autumn, after all the leaves had fallen (d 317, Nov 13), by manually adding 90 mm water and removing the roof.
- During winter 1991–1992, natural rainfall completely resaturated the soil.
- During 1992, the control plot was kept well watered by natural and manual irrigation during the measurement period. The lysimeter was covered before bud-break (d 60, end of February). The rewatering occurred on October 8 (d 282), before litter-fall, by applying 150 mm water.

The number of trees studied in each plot has been presented in table I.

Table I. Number of trees measured for both species (*Quercus petraea* and *Quercus robur*) in each treatment during 1991 and 1992 experiments for potentials, stomatal conductance and sap flux density measurements.

	Control		Dry	
	Q. petraea	Q. robur	Q. petraea	Q. robur
1991	2	2	3	3
1992	1	1	2	2

Measurements

Leaf water potential was measured weekly on 2 leaves of each study tree using a pressure chamber. Leaves were sampled in the upper third of the crown just prior to dawn (predawn leaf water potential, ψ_{wp}) and at 1 pm solar time during sunny days (midday leaf water potential, ψ_{wm}). Predawn leaf water potential (ψ_{wp}) was used as an index of mean soil water in the root zone.

Sap flow was monitored on all study trees using a continuously heated radial flowmeter all over the growing season (Granier, 1985, 1987). This device allows measurement of sap flux density (F_d , $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) along a radial axis (2 cm long) in the xylem. Total sap flux (F_g) was calculated by multiplying sap flux density (F_d) by the sapwood cross-section at the same height in the trunk. Stand transpiration was computed from sap flow measurements by taking into account the statistical weight of the sampled trees in the stand. This experimental procedure has been described by Bréda *et al.* (1993).

Midday stomatal conductance of water vapor g_s was measured between 11 and 12 am solar time each week with a Li-Cor 1600 porometer (Lincoln, NE, USA) on 5 to 10 sun-exposed leaves on different branches from the upper half of the crown.

Soil water content was measured weekly in 8 (3 in the control plot and 5 in the dry one) 1.6-m long deep aluminium access tubes via a neutron probe (NEA, Denmark).

Assessment of embolism for the 2 oak species was made on excised petioles. Two or 3 2-yr-old branches were cut from the upper canopy of each study tree during the early morning and brought into the laboratory. All measurements were performed within 4 h on 5 to 8 petioles recut under water (Cochard *et al.* 1992). Hydraulic conductivity was measured on 2-cm long samples using the technique described by Sperry *et al.* (1988) and Cochard and Tyree (1990). Acidified and de-aerated water was forced through the samples at a low pressure (7 kPa), the flow measured with a balance, and the initial conductivity (K_i) calculated from the flow/pressure ratio. Two successive periods of overpressure flushing (0.1 MPa, over a 20-min period) allowed the embolized vessels to refill. The resulting conductivity (maximal conductivity) was calculated as previously described. The ratio between initial (K_i) and maximal conductivity (K_{max}) yields the loss of conductivity according to:

$$\% \text{ loss of conductivity} = 1 - (K_i/K_{max})$$

RESULTS

Time-course of leaf water potential

Figure 1 shows the seasonal time-course of predawn and midday leaf water potentials (ψ_{wp} and ψ_m) for each treatment and species during the 2 study seasons. During the first part of 1991 (fig 1a), and until the irrigation of the control plot (d 241), there was no significant difference between species in the control plot, neither for predawn nor for midday leaf water potentials. ψ_{wp} of control trees showed a strong decline from -0.5 to -1.3 MPa between the first part of the season until the end of August (d 240). In fact, control trees were water-stressed for a month till the re-watering on d 240.

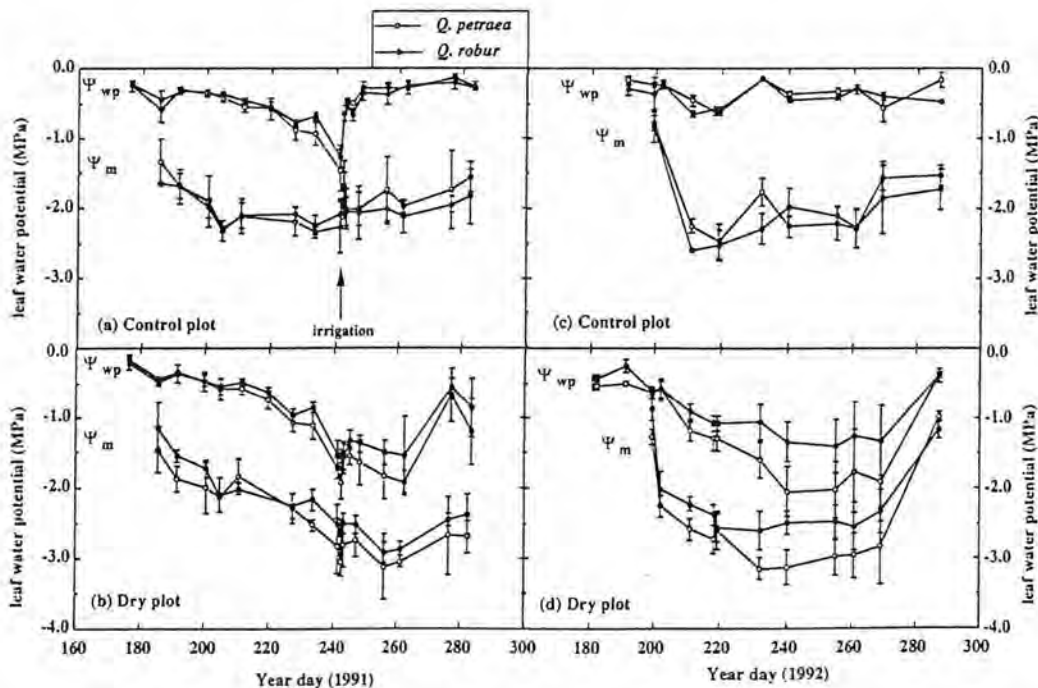


Fig 1. Seasonal time-course of predawn (ψ_{wp}) and midday (ψ_m) leaf water potential of control (a: 1991, c: 1992) and droughted trees (b: 1991, d: 1992) of *Quercus petraea* (open symbols) and *Q. robur* (filled symbols). Each point represents the mean value (\pm SD) for 4 leaves from 2 dominant trees in the control plot, and 6 leaves from 3 dominant trees in the dry plot. Irrigation in the control plot occurred on d 241-1991 (August 29).

In the dry plot (fig 1b), ψ_{wm} was initially slightly higher in pedunculate oak than in sessile oak (d 180–210). The difference between ψ_{wp} and ψ_{wm} ($\Delta\psi_w$) increased more gradually in the former than in the latter species. This was related to the delay in leaf area index development in the former species, due to a higher sensitivity to spring-frost. Later on, drought induced a gradual and parallel decline in ψ_{wp} and ψ_{wm} until September 20 (d 263). On September 23 (d 266), a thunderstorm promoted a non-controlled and deep rewatering leading to an increase of leaf water potential. During the greatest periods of stress, values of ψ_{wp} and ψ_{wm} were slightly but consistently lower in sessile than in pedunculate oaks. A similar seasonal variation was observed during 1992, except that, as control trees were kept well watered, ψ_{wp} never dropped below -0.60 MPa (fig 1c). During 1992, the difference between sessile and pedunculate droughted trees were greater and significant for ψ_{wp} and ψ_{wm} (fig 1d).

Effects of restricted water supply on sap flux density

The daily time-course of sap flux density (F_d) in droughted trees did not display interspecific difference at the beginning of the drought period (d 210, July 29 1991; 3 trees per species, fig 2). These values were not significantly different from the mean of control trees. Nevertheless, the 2 smallest trees (one of each species) showed a lower F_d that was already observed on other suppressed trees (Bréda *et al.*, 1993). On d 262 (September 19), drought induced a strong decline in F_d for both species. This decline appeared to be greater for the pedunculate oaks, despite their slightly higher predawn leaf water potential ($\psi_{wp} = -1.54$ MPa), compared to sessile oaks ($\psi_{wp} = -1.75$ MPa). Drought

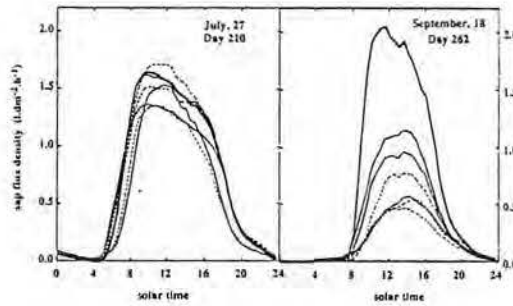


Fig. 2. Diurnal time-course of individual xylem sap flux density measured on 3 droughted trees of *Q. petraea* (line) and *Q. robur* (dotted line) and mean sap flux calculated on 4 control trees (mean value for both species) (bold line) for 2 stress intensities: D 210: $\psi_{wp} = -0.5$ MPa for both treatments; D 262: control plot: $\psi_{wp} = -0.3$ MPa; dry plot: $\psi_{wp} = -1.7$ MPa.

increased the variability in F_d within each species. Again, F_d was lower in the 2 smallest trees.

Seasonal variations of the mean daily sap flow of the 3 dry pedunculate and 3 dry sessile oaks, averaged over 10-d periods, have been shown in figure 3. A strong drought-related decrease in total transpiration occurred in both species, as compared

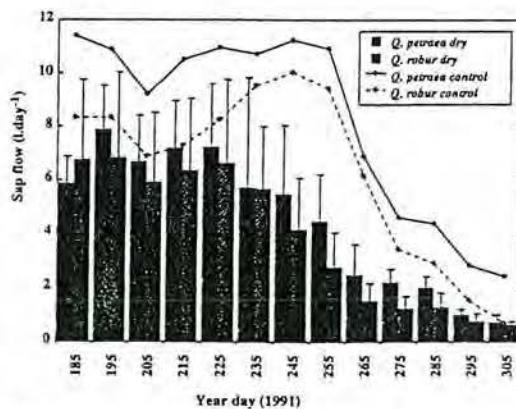


Fig. 3. Seasonal time-course of the mean daily sap flow averaged over a 10-d period ($l \cdot d^{-1}$) for *Q. petraea* (black) and *Q. robur* (gray) in the dry and control treatments. Vertical bars indicate SD.

with control trees. During stress, sessile oaks maintained slightly higher sap flows than pedunculate oaks. This difference, even if not always statistically significant because of high within-tree variability, was nevertheless maintained during the whole period. Variations in soil water content were computed during the 2 seasons. The maximum extracted water in the lysimeter was 141 mm during 1991 and 148 mm during 1992. Soil water depletion as detected in the vicinity of root systems of both species to a 1.60-m depth was rather similar (data not shown). Nevertheless, water content profiles at the end of the dry period showed that extraction had occurred in even deeper soil layers near sessile oak roots.

Stomatal conductance

Seasonal time-course of midday stomatal conductance g_s (fig 4) displayed large vari-

ations during 1991 and 1992. No difference appeared at the beginning of the 2 seasons between dry and control plots and between each species. g_s increased gradually in both species with a large variability between leaves. This may be ascribed to leaf maturation. Maximal values were $\approx 0.6 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ for both species during 1991 (fig 4a,b) and somewhat higher during 1992 ($0.8 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, fig 4c,d). Higher maximal values of g_s measured in 1992 may be ascribed to the better irrigation of the control plot during this year. A strong decline in g_s was observed in the control trees (fig 4a,b), which was reversed after rewatering by irrigation (d 241) and was followed by a relative stability during late summer.

In contrast, trees in the stressed plot during 1991 showed much lower values after d 240. g_s stabilised around minimal values of $0.05 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ until accidental and partial rewatering (d 268) occurred. It increased slightly later on. This increase

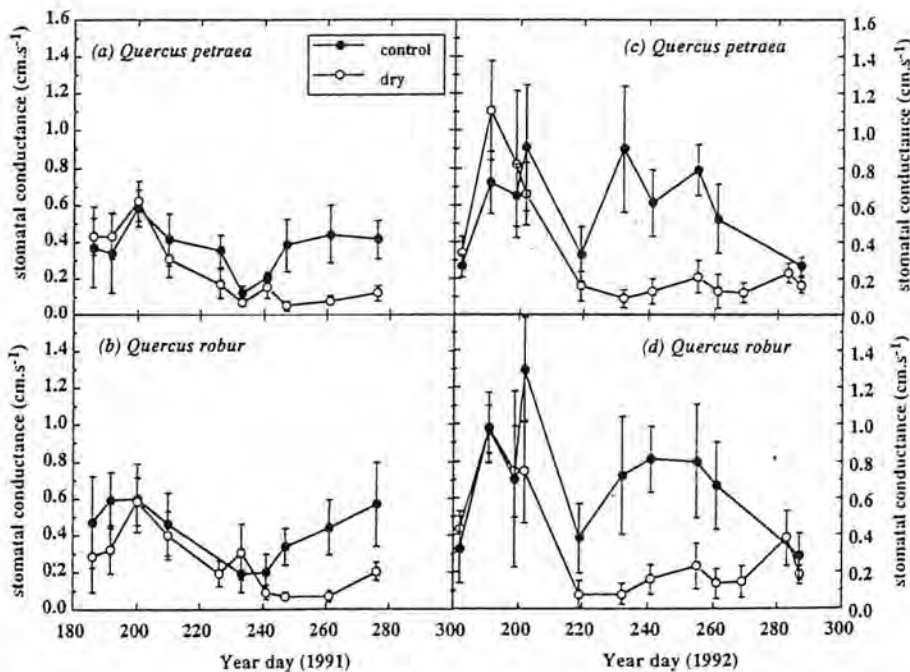


Fig 4. Seasonal time-course of mean midday stomatal conductance (\pm SD) measured on 10 sun-exposed leaves of the upper canopy of control (black symbols) and droughted (open symbols) trees of *Q. petraea* (a: 1991, c: 1992) and *Q. robur* (b: 1991, d: 1992). Control trees were irrigated on d 241, 1991.

was larger in *Q. robur*. During 1992, minimal values were of the same magnitude ($<0.1 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) but were reached earlier (d 220) for *Q. robur* and *Q. petraea* (fig 4c,d).

A general plot of g_s (values of 1991 and 1992) as a function of ψ_{wp} is presented in figure 5. For a statistical analysis of interspecific differences, data were separated into 2 classes according to their value of ψ_{wp} (below and above -0.6 MPa). Differences between species were tested (*t*-test) within each class. Neither mean values nor regressions (linear model for g_s) were significantly different between species. A sharp decrease associated with a large dispersion for predawn leaf water potential values ranging between -0.25 and -0.6 MPa was observed. Between -0.6 and -2.0 MPa the decrease in g_s was more gradual. Under most severe water stress conditions, stomatal conductance still remained at significant and constant levels of about $0.10 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$, thereby allowing significant rates of leaf transpiration to continue.

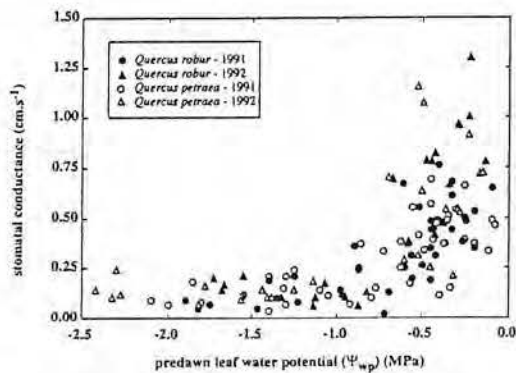


Fig 5. Midday stomatal conductance (g_s for *Q. robur* (black symbols) and *Q. petraea* (open symbols) plotted against predawn leaf water potential (ψ_{wp}). Data for years 1991 (circles) and 1992 (triangles) were pooled for each species. Each value is a mean of 10 replicates. Means of g_s for *Q. robur* and *Q. petraea* were 0.56 and $0.50 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (NS) above $\psi_{wp} = -0.6 \text{ MPa}$, and 0.19 and $0.17 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ (NS) below this threshold, respectively.

Development of embolism in the field

Figure 6 shows an example of the seasonal progression of embolism on petioles of one dominant tree of each species. A significant reduction in conductivity was observed in petioles after the first measurement performed in late spring 1991, when drought had not yet begun. During 1991 (fig 6a), embolism increased after the date when ψ_{wp} was -1.8 MPa for both trees, at which time ψ_{wm} was -3.3 MPa for *Q. petraea* and -2.6 MPa for *Q. robur*. At this time, loss of conductivity reached 40% for *Q. petraea* and 10% for *Q. robur*. During 1992 (fig 6b), embolism reached 80% for *Q. petraea* and 30% for *Q. robur* at maximum stress intensity. The same minimal values of ψ_{wm} were observed during 1992 as well as during 1991 (-3.3 and -2.6 MPa

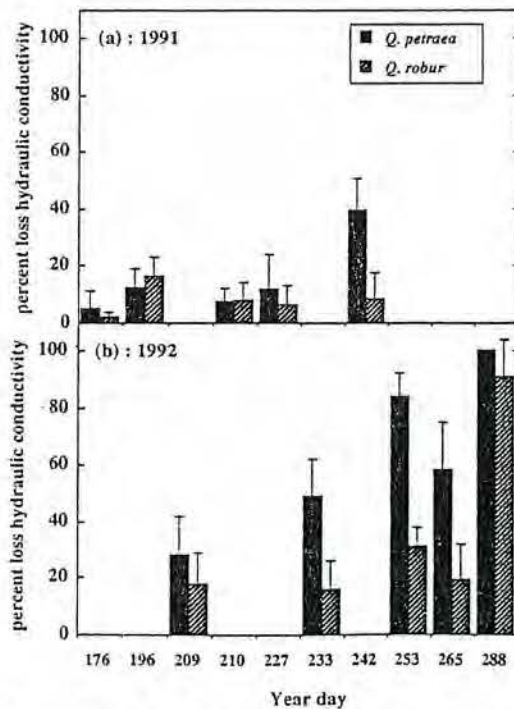


Fig 6. Seasonal progression of xylem embolism in petioles of both sessile (black) and pedunculate oaks (grey) in the droughted plot: (a): 1991; (b): 1992. Mean values of 5 to 8 replicates for 1 dominant trees of each species \pm SE.

respectively for both species). We attribute the 100% loss of conductivity that occurred on d 286 in 1992 to the first frost event (-2°C).

In situ observed embolism as compared to vulnerability curves

We plotted losses of hydraulic conductivity observed *in situ* during 1991 and 1992 on petioles against the minimum value of mid-day leaf water potential recorded prior to each estimate of embolism (fig 7). The resulting plot was compared with vulnerability curves obtained on excised branches dehydrating under laboratory conditions (Cochard *et al*, 1992). Despite a higher variability for *in situ* dehydration, we observed good agreement between both sets of results in sessile oak (fig 7a). However, in the case of pedunculate oak (fig 7b), the losses of conductivity measured on petioles *in situ* seemed to remain below the vulnerability curve between -2.5 and -3.0 MPa. But at the same time, during 1992 we observed a large decrease in the maximal hydraulic conductivity K_{\max} for pedunculate oak in the dry plot from d 233 (August 20) on: K_{\max} decreased from 6.6×10^{-7} ($\pm 5.3 \times 10^{-7}$) to 3.5×10^{-7} ($\pm 3.3 \times 10^{-7}$) $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$ (in 1991, K_{\max} displayed a mean value of $6.1 \times 10^{-7} \pm 2.9 \times 10^{-7}$). Such a decrease was not observed in sessile oak, where K_{\max} remained constant during the entire season ($11 \times 10^{-7} \pm 2.6 \times 10^{-7}$ $\text{kg}\cdot\text{m}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1}$). The technique used to restore maximal conductivity in the petioles did not fully resaturate the embolized vessels during late summer and led to a value of K_{\max} which was significantly lower than the pre-stress maximal conductivity. We recalculated the percentage of embolism using the average values of K_{\max} measured before the decrease began. As shown in figure 8, corrected values of losses of hydraulic conductivity

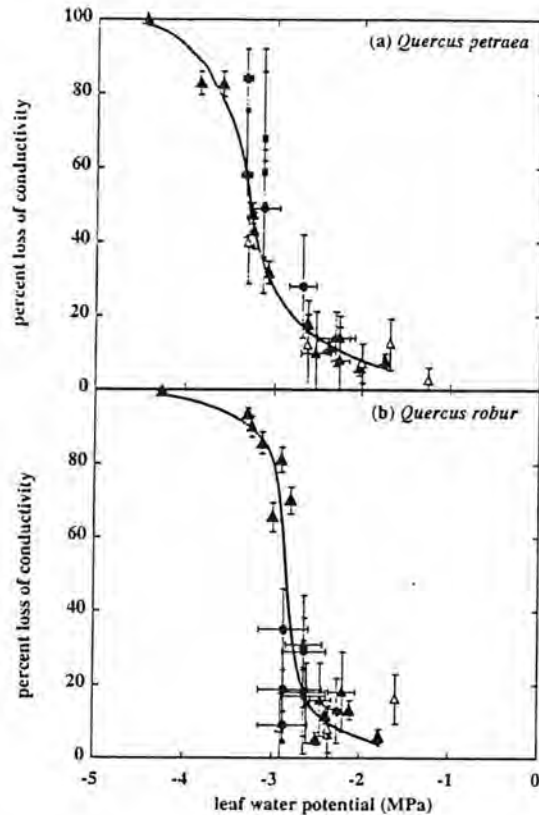


Fig 7. Comparison between vulnerability curves (large triangles) to cavitation for petioles of *Q. petraea* (a) and *Q. robur* (b) (data from Cochard *et al*, 1992) and losses of conductivity observed during *in situ* dehydration. Each symbol represents a different tree, open symbols are for the 1991 measurements. Bars are SD calculated on 5 to 8 replicates for hydraulic conductivity and 3 replicates for water potential.

agreed well with the vulnerability curve obtained in the laboratory.

DISCUSSION AND CONCLUSION

Although oak transpiration was reduced under drying soil conditions, it remained quite high even for $\psi_{\text{wp}} \leq -1.7$ MPa: it was reduced by $\approx 75\%$ when water stress was

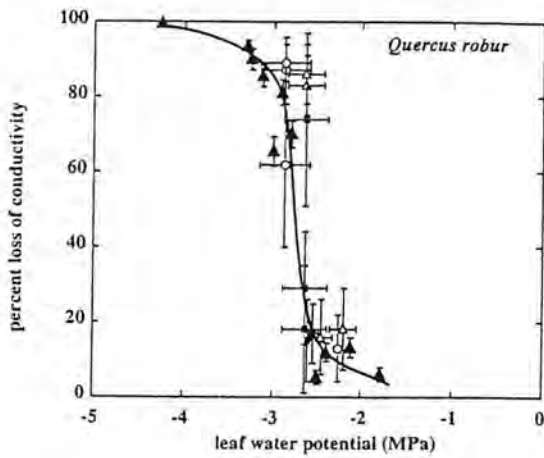


Fig 8. Comparison of corrected values of hydraulic conductivity losses with the vulnerability curve (large triangles) established under laboratory conditions on petioles of *Q robur*; corrected values (open symbols) are calculated by using the pre-stress value of maximal hydraulic conductivity throughout the season.

maximum. We have shown in a recent paper (Bréda *et al*, 1993) that sessile oak was characterized by an efficient and deep root system. We concluded that *Q petraea* was a rather drought-tolerant species because of its ability to maintain significant daily transpiration rates even under decreasing soil water availability.

Seasonal time-course of predawn leaf water potential showed a similar pattern during the 2 yr of measurement: lower values were observed for sessile oak than for pedunculate during the periods of water shortage. We attributed this to a slightly higher transpiration rate in sessile than in pedunculate oaks. However, stomatal conductance was identical in both species. Higher sapflow in sessile oak could be explained by higher leaf area of individual trees. The total water extraction from 1.60 m depth was very similar in the vicinity of roots of pedunculate and sessile oaks. We also observed extraction from

deeper layers near sessile oaks (160 to 200 cm). These observations (higher leaf area and deeper soil water extraction) could help explain the slightly higher sapflow and lower ψ_{wp} in the 3 individuals from this species that we observed. But these observed differences may not be an intrinsic species-related feature. Rather, they could be due to the favorable competitive status of the sessile oak individuals in mixed stands containing pedunculate oaks. This competitive advantage of *Q petraea* vs *Q robur* in mixed stands of 30–60 yr has frequently been reported by forest practitioners and ecologists (Lévy *et al*, 1992).

We did not find any difference in maximal stomatal conductance (g_s) between species in well-watered trees. Restricted water supply had a strong effect on stomatal conductance: g_s was reduced by $\approx 70\%$ between -0.6 and -2.0 MPa predawn leaf water potential (ψ_{wp}), with no interspecific difference. On the other hand, no clear relationships between g_s and neither the radiation nor the vapor pressure deficit could explain the large dispersion of g_s between 0 and -0.6 MPa. In fact, ψ_{wp} seemed to be a poor indicator of stress intensity when soil began to dry out, because it could not help explain the early decrease in leaf stomatal conductance. Instead of ψ_{wp} , the soil water potential measured in the 30 cm upper soil profile, which contains 60% of the fine roots, would probably be a better characteristic to relate to g_s . A recent hypothesis for stomatal regulation involves a hormonal signal from roots, which is influenced by soil water status. As reported by Schulze (1986) and Davies and Zhang (1991), soil water stress could trigger root signals stimulating stomatal reactivity. As a matter of fact, ψ_{wp} may not represent the water potential in the driest soil layers, from where root signals could proceed, but probably of the wettest and deeper rooting layers.

From this drought-induced course of stomatal conductance and total transpiration, we have concluded that the 2 studied species of oaks are water stress tolerant, and that no major difference between both exists under natural conditions.

However, under laboratory conditions, a difference in vulnerability to cavitation was observed between the species; *Q robur* is more sensitive than *Q petraea* (Cochard *et al*, 1992). Cavitation began when water potential reached -2.2 MPa, and a 50% of embolism was measured at -2.7 MPa for *Q robur* and -3.2 MPa for *Q petraea*. We showed a good agreement between the % loss of hydraulic conductivity measured under field conditions and those predicted by vulnerability curves when K_{\max} was stable over the season. For pedunculate oak, we showed that K_{\max} decreased, leading to an underestimation of the actual percentage of embolism. Two successive high pressure perfusions of samples did allow a complete dissolution of embolism (replaced the air by water) but the conductivity was not restored because of plugging of the vessels (tyloses, pit membrane occlusion, etc). The good stability of K_{\max} between the first and the second flushes of high pressure reveals that air blockage of embolized vessels was not involved. The formation of tylosis as reported by Zimmerman (1979) that occurs in many trees at the end of the growing season and that occurs in *Q rubra* and *Q alba* (Cochard and Tyree, 1990) could presumably be responsible. A similar decrease in apparent K_{\max} has been detected with potted saplings of *Q robur* during increasing drought (Simonin *et al*, 1994).

If embolism is directly dependent on leaf water potential, then leaf water potential is strongly related to another characteristic of hydraulic function: the leaf specific conductivity (LSC) of the petiole, which is calculated as the ratio of K_{\max} and the leaf

area. The consequences of differing LSCs on leaf water potential and probability of cavitation occurrence have been discussed by Jones and Sutherland (1991). We observed a slight difference in LSC between species: *Q robur* seemed to have lower LSC in petioles than *Q petraea* (data not shown) which could increase its susceptibility to cavitation.

In spite of a difference in vulnerability, both species reached approximately the same levels of losses in hydraulic conductivity (80%) under field conditions. In fact, dominant trees of *Q petraea* had lower leaf water potentials. It is worth noting that stomatal conductance was significantly reduced at $\psi_{wp} = -0.6$ Mpa, corresponding to $\psi_{wm} = -2.0$ MPa. This value is also the threshold for which embolism can significantly increase. Maximum stomatal closure occurred when $\psi_{wp} = -1.5$ MPa. At this time, $\psi_{wm} = -3.0$ MPa and the loss of hydraulic conductivity is close to 30%. Stomatal regulation was able to control the degree of embolism and to restrict it to this value for ≈ 1 month, despite decreasing soil water availability. Later on, with greater drought, stomatal regulation was not able to prevent a sharp increase of embolism. Loss of conductivity reached 80% within a few d. Such a situation is in agreement with the model suggested by Tyree *et al* (1988, 1989, 1991). It seemed surprising to us that such a large loss of conductivity in the petioles (and probably also in the youngest twigs) did not strongly affect the total sap flow of the trees. Total transpiration remained constant below -2.5 MPa. This may be an illustration of the fact that the main resistance to liquid water flow from roots to leaves is probably located between the soil-root interface and the branches. As a consequence, strong increases in the minor resistance like that in petioles or twigs have only limited consequences on the total resistance to water flow (Tyree *et al*, 1994).

REFERENCES

- Abrams MD (1990) Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol* 7, 227-238
- Becker M, Lévy G (1982) Le dépérissement du chêne en forêt de Tronçais. Les causes écologiques. *Ann Sci For* 39, 439-444
- Becker M, Lévy G (1986) Croissance radiale comparée de chênes adultes (*Quercus robur* L et *Q. petraea* (Matt) Liebl) sur sol hydromorphe acide : effet du drainage. *Acta Oecol Plant* 7, 121-143
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A (1993) Seasonal evolution of water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea* (Matt) Liebl) submitted to drought. *Can J For Res* 23, 1136-1143
- Cochard H, Tyree MT (1990) Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol* 6, 393-407
- Cochard H, Granier A, Bréda N (1992) Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q. pubescens* Willd, *Q. robur* L). *Ann Sci For* 49, 225-233
- Davies WJ, Zhang J (1991) Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soils. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mod Biol* 12, 55-76
- Granier A (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci For* 42, 193-200
- Granier A (1987) Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol* 3, 309-320
- Jones HG, Sutherland RA (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ* 14, 607-612
- Lévy G, Becker M, Duhamel D (1992) A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks: radial growth in the centre and North-West of France. *For Ecol Manage* 55, 51-65
- Pardé L (1942) Le chêne pédonculé et le chêne rouvre dans les forêts du nord-est de la France. *Rev Eaux For* 80, 279-317
- Poskin A (1934) Le chêne pédonculé et le chêne rouvre; leur culture en Belgique. Gembloux : Duculot, Librairie Agricole de la Maison Rustique, Paris, 223 p
- Schulze ED (1986) Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Annu Rev Plant Physiol* 37, 247-274
- Simonin G, Cochard H, Delatour C, Granier A, Dreyer E (1994) Vulnerability of young oaks (*Quercus robur*) to embolism during water stress and after an inoculation with *Ophiostoma quercii*. *Ann Sci For* (in press)
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ* 11, 35-40
- Tyree MT, Sperry JS (1988) Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? Answers from a model. *Plant Physiol* 88, 574-580
- Tyree MT, Sperry JS (1989) The vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol* 40, 19-38
- Tyree MT, Ewers FK (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* 119, 345-360
- Tyree MT, Sinclair B, Lu P, Granier A (1994) Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Ann Sci For* (in press)
- Zimmerman MH (1979) The discovery of tylose formation by a Viennese lady in 1845. *IAWA Bull (NS)* 2-3, 51-56

Publication 3

Effects of thinning on soil water balance and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea*).

Bréda N., Granier A., Aussenac G.

Tree Physiol., accepté le 30 mai 1994.

Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.)

N Bréda, A Granier*, G Aussenac

INRA, Unité de Bioclimatologie et Ecophysiologie,
Champenoux, F54280 SEICHAMPS

(Tree Physiology, accepté le 30 mai 1994)

Short title: Modification of water relations of sessile oaks after thinning.

* Correspondence and reprints

Summary

A thinning experiment was conducted in a 43-year-old *Quercus petraea* stand, by removing trees from the upper canopy level. The objectives of this study were : (1) to quantify the effects of a crown thinning on the water balance and growth of the stand and (2) to analyse the ecophysiological modifications induced by canopy opening on individual tree water relations. Soil water content, rainfall interception, sap flow, leaf water potential and stomatal conductance were monitored during the two seasons following thinning. Seasonal time-courses of leaf area index and girth increment were also measured.

Predawn leaf water potential was significantly higher in the thinned plot than in the control, as a consequence of higher relative extractable water in the soil. This improvement in water availability resulted from decreases in both interception and transpiration. From year 1 to year 2, an increase in transpiration was observed in the thinned stand without any modification in LAI, whereas changes in transpiration in the closed stand were accompanied by variations in LAI. The different behaviours of the closed and open canopies were interpreted in terms of coupling to the atmosphere.

Thinning increased inter-tree variability in sap flow density, which could be closely related to a leaf area competition index. Stomatal conductance varied little inside the crown and differences among treatments appeared only during a water shortage, affecting mainly the control plot.

Finally, growth was improved in the thinned stand because of both a longer growing period as a consequence of the absence of summer water shortage and higher rates of growth. Smaller and bigger trees benefited more from this than those in the intermediate classes.

Keywords

thinning, transpiration, leaf water potential, soil moisture, growth, stomatal conductance, leaf area index, *Quercus petraea*

Résumé

Une éclaircie forte a été réalisée dans un haut perchis de chêne sessile (*Quercus petraea*) âgé de 43 ans. Les objectifs de l'étude étaient (1) de quantifier les effets d'une éclaircie forte sur le bilan hydrique et la croissance du peuplement et (2) d'analyser les modifications écophysiologiques induites par l'ouverture du couvert sur les relations hydriques des arbres. La teneur en eau du sol, l'interception des précipitations, le flux de sève des arbres, les potentiels hydriques foliaires et les conductances stomatiques ont été suivis au cours des deux saisons suivant l'éclaircie. Les évolutions saisonnières d'indice foliaire et de croissance en circonférence ont également été mesurées.

Les potentiels hydriques de base sont restés significativement plus élevés dans le peuplement éclairci que dans le témoin, en raison d'une réserve en eau dans le sol plus élevée. Cette amélioration de la disponibilité en eau résultait à la fois de la diminution de l'interception des pluies et de celle de la transpiration. Entre la première et la seconde année, une augmentation de la transpiration journalière moyenne a été observée dans l'éclairci, sans modification de l'indice foliaire. Les fluctuations de transpiration dans le témoin dense s'accompagnaient au contraire de variations d'indice foliaire. Ces comportements différents des couverts fermé ou ouvert ont été interprétés comme des sensibilités différentes aux paramètres climatiques.

L'éclaircie a augmenté la variabilité des densités de flux de sève entre les arbres, qui a été étroitement corrélée à un indice de compétition utilisant des indices foliaires. La conductance stomatique variait peu dans les couronnes et des différences entre traitements apparaissaient lors des périodes de déficit hydrique du témoin.

Enfin, la croissance des arbres éclaircis a été améliorée en raison à la fois d'une période de croissance plus longue grâce à l'absence de déficit hydrique estival, et de taux de croissance plus élevés. Les arbres dominés et dominants ont présenté des augmentations d'accroissement plus importants que les intermédiaires.

Mots clés :

éclaircie, transpiration, potentiel hydrique foliaire, humidité du sol, croissance, indice foliaire, conductance stomatique, *Quercus petraea*

France has a tradition of oak silviculture because *Quercus* species are the most widespread broadleaf trees and produce high quality wood. This is especially true for sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) which covers 1.8 million hectare within France. Traditional silvicultural techniques applied to sessile oak stands originating from natural regeneration is based on successive low intensity thinning (Ningre and Doussot, 1993). This management of oaks can produce wood with regular but narrow growth rings if high stand densities are maintained. However, as a consequence of such moderate treatments, the high stand density can lead frequently to crown shrinkage and slow diameter growth rate. This effect can only be reversed by heavy thinning and a positive selection can be used to invigorate the population of the trees which remain (Mosandi *et al.* 1991). Recently, a more dynamic silviculture designed to select crop trees at the early stages of stand development has been developed. Today, the selection of 60-100 crop trees per hectare at an age of 40-60 years is a widely accepted practice. Thinning is carried out using different norms, each recommending a given reduction in the number of trees. Thinning is thus defined as canopy management involving high intensity clearing around the remaining trees. Diameter growth is then much less restricted by competition compared with classical silviculture practice. Such an active stand density management requires the selection of crop trees from codominant or dominant crown classes.

Studies on coniferous tree species have shown that thinning of forest stands can result in increased tree growth, by apportioning the available soil water among fewer trees (Black *et al.* 1980, Morikawa *et al.* 1986, Aussenac and Granier 1988). The growth of thinned stands of several species has been related to reduced soil water stress (Zahner 1968), as a consequence of a reduction of both canopy interception and stand transpiration. Jarvis (1975) outlined the changes in volume flow, hydraulic resistance and leaf water potential that might be expected to occur after thinning. Changes in transpiration rate, conducting cross-sectional area, canopy leaf area, water potential and hydraulic resistance following a thinning have been considered as a set of homeostatic relationships by Whitehead *et al.* (1984). These relationships are closely interacting with both positive and negative feedbacks, leading to transient stages in which causes or

consequences of the observed phenomena are difficult to identify. Moreover, whether environmental conditions (rainfall, drought) might influence thinning results (Stogsdill *et al.* 1992) needs to be assessed since this may impact the generality of any silvicultural guidelines which are proposed. In spite of this, information on only a limited number of variables may allow a functional explanation and prediction of the consequences of thinning on water relations in trees and in stand level, most particularly for broad-leaved species.

The two primary objectives of this study were (1) to quantify the effects of a heavy thinning on water balance, growth and leaf area index of an oak stand and (2) to analyse the ecophysiological modifications induced by canopy opening at an individual tree level. Additional observations were also conducted to estimate the time lag before post-thinning canopy closure and to describe some of the physiological phenomena occurring during this transient stage.

Experimental plots : An almost pure 43-year-old natural oak stand was selected in Champenoux Forest, France (48°44 N, 6°14 E, altitude : 237 m). In February 1992, 35% of the basal area (28% of the sapwood area) was removed from half of the stand (0.16 ha), leaving a plot with a basal area of 17.6 m²·ha⁻¹ and tree density of 3077 trees·ha⁻¹. The unthinned part (control) had 24.6 m²·ha⁻¹ and 3352 trees·ha⁻¹. As shown by the diameter distribution (**figure 1**), the crown thinning (Braathe 1957) removed mainly trees from the upper- and middle-crown classes especially among the co-dominants, leading to a sharp opening of the canopy. The thinning type, specified as the ratio of mean diameter of trees removed to the mean diameter of the whole crop before thinning (Hamilton and Christie 1993), was 1.26. A value above 1 characterizes the removal of trees from the dominant crown class. Characteristics of the thinning and stand parameters of both treatments are given in **Table I**. Removal of 35% of the original basal area was drastic compared to conventional oak thinning practices (Ningre 1990). A 17.5 m high scaffolding tower was built in each plot and gave access to two levels of the crown of the sampled trees. Data were obtained during the two growing seasons following the thinning.

Meteorological data and precipitation interception : A weather station was installed on the top of a tower (2 m above the canopy) to record for all the seasons, the global radiation (Cimel pyranometer), dry and wet bulb temperatures (ventilated psychrometer, INRA model), and wind speed (Vector Instrument anemometer). Potential evapotranspiration (PET, mm) was calculated according to the Penman (1948) formula. Interception of global radiation was measured with three (unthinned treatment) or six (thinned plot) linear thermopyranometers (INRA) horizontally fixed 1.5 m above the soil surface. Rainfall was measured by both a standard rain gauge in an opening adjacent to the study area (50 m) and a tipping bucket rain gauge above the canopy (Campbell ARG 100). Throughfall under the canopy was measured after each rain event in 21 rain gauges with a collection area of 400 cm² that were evenly distributed along three lines in each plot.

Soil water content : Volumetric soil water content was measured with a NEA neutron probe. Two 1.4 m long access tubes were installed within the control plot and 12 in the thinned plot where the spatial variability was expected to be higher as a result of canopy opening. The centre of each plot was also equipped with a 2.80 m long access tube. Soil water content was measured approximately at a 2-week interval from April through October during both 1992 and 1993. Relative extractable water (REW) was calculated as : $REW = (R - R_{\min}) / EW$, where R is the actual soil water content and R_{\min} the minimal soil water content observed in the dry plot during the experiments, and EW is the maximum observed extractable water (EW = 180 mm for a soil depth of 260 mm and 130 mm for 140 cm depth, see Bréda *et al.*, 1994).

Predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) was measured at least every week with a pressure chamber on two leaves from two trees per treatment. Mean values per treatment were calculated at each date. Midday leaf water potential (Ψ_{wm}) was measured at solar noon for each tree and a mean value was calculated from five replicates (two leaves from the base and three from the upper crown). Each midday water potential was a mean value of 10 replicates.

Sap flux and stand transpiration : Xylem sap flux density (SFD, $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) was monitored on four control trees and on six (1992) or eight (1993) thinned trees. Sample trees were selected in all crown classes (dominant, intermediate and suppressed) to match the diameter distribution of the stand. This sampling procedure is illustrated on **figure 1** where trees studied in 1993 were marked. Radial sap flowmeters (Granier 1985, 1987) were inserted in the north side of stems before budbreak and kept till autumn leaf fall. Sap flow (SF, $\text{dm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$) was calculated as the product of SFD and actual sapwood area (SA, dm^2), which was either estimated by a linear regression from SA to DBH (Bréda *et al.* 1993) or directly assessed on cores taken at flowmeter height at the end of the growing season. Mean daily stand transpiration (T, $\text{mm} \cdot \text{day}^{-1}$) was computed from stand sapwood area (see table I) and SFD by the procedure described by Bréda *et al.* (1993).

Specific hydraulic conductance : The soil-to-leaf hydraulic conductance (g_L , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$) expressed per unit of sapwood area was calculated for the two sampled trees from each

treatment on bright, sunny days as the ratio of sap flux density (SFD) to leaf water potential gradient ($\Psi_{wp} - \Psi_{wm}$) (Cohen *et al.* 1983).

Stomatal conductance : A Li-Cor steady-state porometer (model LI-1600) with a cuvette aperture of 2 cm² was used to measure midday stomatal conductance (g_s , cm·s⁻¹). The porometer was stored in the shade between measurements and carried in an isothermal backpack during tower climbing to prevent heating of the cuvette. Two control and two thinned oaks were intensively sampled on the east side of the crown : 10 leaves from the crown base and 10 others from the upper crown were measured. A total of 80 measurements (4 trees x 2 canopy levels x 10 leaves) were commonly stored in a storage module within a one hour period. Only mature and fully expanded leaves were randomly sampled ; factors such as sun exposure, accessibility, and the absence of caterpillars or *Oidium* damage were considered during the sampling.

Growth : Circumference increment was measured with a forest rule at breast height three to four times per month from mid-March to late October. A 100-tree sub-sample was taken in each plot in order to be statistically representative of the total stand diameter distribution, as well as of the stand diameter distribution for each circumference class (< 200 mm, 200-300 mm, 300-400 mm, >400 mm).

Sapwood area and leaf area : During October 1993, three control and six thinned trees were felled or all leaves harvested by hand from the scaffolding towers, to determine the total leaf area and the proportion of crown and epicormic shoots. The amount of epicormic shoots was identical in both treatments. Sub-samples were removed from each treatment (crown / epicormic shoots, thinned / unthinned tree) for leaf area measurement (Delta-T Devices, U.K.) and mass/area ratio calculation. The sapwood area at breast height (DBH) was measured directly on discs or on cores.

Stand and Leaf Area Index : Seasonal patterns of Stand Area Index (SAI) including both leaf and wood area were established by means of a Demon leaf-area measurement system (Assembled Electronics, Sydney, Australia) that used direct sun beam transmission to compute

gap fractions (Lang *et al.*, 1985). Data collection was made on bright sunny days including repeated measurements for at least three different times over the course of each day. For each sun angle, a reference measurement was first taken in a nearby opening (forest road, 30 m away). Each of the two plot areas was then sampled by eight random transects of about 20 m each, and finally a new reference reading was stored. The SAI was computed for each day of measurement by averaging the logs of the measured transmittances with a computer software (Demsoft). This procedure accommodates natural gaps in the canopy similar to the ones in the thinned plot (Lang and Yuequin 1986). SAI measurements were performed at breast height, so that understorey was not taken into account.

Because the Demon-system was not suitable to measure local leaf area index or individual tree leaf area (Welles, 1990), the Li-Cor LAI-2000 (Li-Cor Incorporated, Lincoln, Nebraska) was used to estimate a stand competition index around each sample tree. Four below-canopy measurements in four azimuth orientations were replicated two times for each tree, above canopy reference was taken from the top of the highest scaffolding tower, 2 m above canopy. Measurements were performed on day 265 (September 22, 1993) early in the morning. The competition index was computed as : $SAI_{tree} / (4.5 - SAI_{local})$, where SAI of the studied tree was determined within fields of view depending on lateral crown extension, $4.5 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ was the maximal SAI as measured in the control stand, and local SAI in its vicinity (10 m radius area).

Maximal leaf area index (LAI) was computed from an autumn leaf-fall collection based on 21 leaf trays in both thinned and unthinned plots. Leaf traps (0.25 m^2) were located beside each rain gauge. Litter collection was performed once a week from the end of September till the end of December, on which date all the leaves had fallen. Leaves were dried for 48 h at 80°C . Dry weights were converted to leaf areas using litter specific leaf area ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) by sampling of fresh litter from each basket at different dates and measuring leaf area with a Delta-T Devices planimeter. Different specific leaf areas were determined by linear regression of all sampled dates and baskets for the two studied years, without any significant differences among thinned and unthinned plots ($66.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ in 1992, $77.2 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ in 1993).

Results

Water availability

Rainfall during 1992 was below normal but well distributed over the growing season. Rainfall in October was particularly heavy. No significant period without rain was recorded, except for a rain-free period of 15 days during mid-summer (days 205-220). In contrast, spring rainfall was below normal and August was exceptionally dry during the second year. Early in September, rainfall was particularly heavy. Cumulated PET over the growing season (May to October) was 650 and 570 mm during 1992 and 1993, respectively .

Rainfall interception as measured with rain gauges was 16% in the thinned plot and 23% in the control during 1992. No differences could be detected among treatments during 1993, when rainfall interception was 17%, i.e., close to the 1992 value of the thinned plot. As a consequence of both rainfall distribution and higher throughfall in the thinned plot, relative extractable soil water remained higher in the thinned plot during the two years following thinning (**figure 2**). As previously discussed by Granier (1987) and Bréda *et al.* (1994), we used the value of 0.4 REW as a threshold for soil water deficit. During 1992, soil water deficit only occurred in the control stand from the end of July (during more than 80 days), whereas during 1993 both treatments were affected during a period from mid-July till early September (during 57 days in control, 35 days in thinned).

Time-course of leaf water potential

Seasonal progression of predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) (**figure 3**) reflected the differences in water availability among years. During 1992, Ψ_{wp} of trees from the thinned plot never dropped below -0.5 MPa, whereas control trees experienced a period of water shortage from day 210 till day 255 and Ψ_{wp} was lower (maximum difference of 0.6 MPa on day 230). At drought maximum, Ψ_{wp} of control trees was -0.8 MPa. Throughout the growing season, midday potential (Ψ_{wm}) did not differ between treatments. Midday leaf water potential was highly variable inside tree crowns as well as among thinned and control trees. During the second year (1993), Ψ_{wp} was also lower in the control than in the thinned trees from day 190 till day 245. Predawn leaf water potential was -0.8 MPa on day 225 in the thinned trees and recovered to about -0.5 MPa

immediately after the rain events. This rainy period had no influence on Ψ_{wp} of controls, because of slightly higher interception (+7%). The difference in Ψ_{wp} between treatments increased until day 245, when Ψ_{wp} reached a value of about -1.5 MPa in controls. The heavy late-season rainfall allowed a Ψ_{wp} recovery to values of -0.25 MPa in both treatments. Control oaks exhibited slightly but consistently lower Ψ_{wm} than the thinned oaks ; larger differences among treatments only occurred on days 237 and 245.

Diurnal variation of SFD

Figure 4 presents some examples of daily time-courses of sap flux densities (SFD, $\text{dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) of control and thinned oaks as monitored during 4 bright days without water stress in 1992 (figure 4a-d) and 1993 (figure 4f-h). Until July 1992 (4a), both control and thinned trees exhibited an homogeneous daily pattern of SFD, with the exception of the smallest individual (see also Bréda *et al.* 1993a). Maximal values of SFD were then around $2 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. Later in the year, SFD in the treated plot varied with maximal values of SFD reaching $2.5 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. On the other hand, SFD of control trees remained homogeneous and stable, with midday values ranging from 1.0 to $1.5 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. In the thinned plot, the intermediate and suppressed oaks displayed an asymmetrical shape of the SFD time courses, as a result of the early exposure to sun resulting from canopy opening, whereas the dominant trees and all the controls exhibited symmetrical curves centred around midday (figure 4b, c). At the beginning of 1993 (figure 4f), a large scattering of SFD was again observed among the thinned trees and was maintained during the following days. Maximal midday SFD of the three control trees was reduced to $1.0 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ for all days shown, whereas SFD values ranging from 1.0 to $2.5 \text{ dm}^3 \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ were measured in the thinned oaks.

We tested the hypothesis that an imbalance in allometrical relations was induced by thinning and resulted in these changes of SFD. We therefore analysed the relationship between sapwood area at breast height (SA, cm^2) and leaf area (LA, m^2). No differences were detected among treatments and a single significant relationship was established for controls as well as for thinned trees (figure 5).

The failure to explain the variability in SFD by allometry led us to use an analysis in terms of competition for water use. Because parameters like DBH or distance-dependant competition index (Tomé and Burkhart, 1989) were not able to explain the variability, a functional index for competition stress was computed as the ratio of LAI of the studied tree *vs* maximal LAI (= $4.5 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ as measured in the control stand), and LAI in its vicinity (10 m radius area). This competition index was highest for trees with large crowns and neighbours with low leaf area and satisfactorily explained the variability in SFD (**figure 6**).

Specific hydraulic conductance (g_L) was highly variable during 1992, and no treatment related difference could be detected (**figure 7**). Nevertheless, g_L was slightly but consistently lower in control than in thinned plots. During the following year and after the early summer decrease previously described (see Bréda *et al.* 1993), inter-tree variability inside each plot was significantly reduced. Throughout the season, g_L was remarkably stable and a highly significant difference between treatments appeared as a result of the decrease in g_L of controls, which stabilized at about half the value of the thinned plot ($1.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$).

Stomatal conductance (g_s)

A progressive increase of g_s as a result of both leaf maturation and increase of vapour pressure deficit (vpd) was observed until mid-July in 1992 and mid-June in 1993 (budbreak occurred earlier in 1993) (Bréda *et al.* 1993a, 1993b). Leaf maturity allowing maximal stomatal conductances was reached simultaneously in the base and the upper crown (day 200) (**figure 8**). On average, midday stomatal conductance was almost identical between the top and the base of the crown, as well as among treatments and among years. Some differences appeared only between treatments during the period of water stress in 1992 (after day 210) and were much higher at the crown base. Only a slight difference was noted during the 1993 period of water stress (after day 220), then both control and thinned trees were affected and g_s was also reduced in thinned oaks. On a seasonal basis, g_s as well as minimal leaf water potential were slightly lower in 1993 than in 1992 for all treatments and crown layers, because of lower vapour pressure deficits ; sunny days were very few during 1993. To summarize, only a limited variability was observed inside the crowns and differences among treatments only appeared during water stress.

Stand transpiration and leaf area index

The relation of daily stand transpiration T ($\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}$) and Penman evapotranspiration (PET, $\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}$) differed between control and thinned plots during 1992 (**figure 9a**). Maximal T in the thinned plot ($2 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$) was reached as PET exceeded $4 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$. In the untreated plot, mean values of about $3 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$ were only observed for PET above $6 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$. For both treatments, the slope of the linear part of the T/PET relationship (PET ranging from 0 to $4 \text{ mm}\cdot\text{day}^{-1}$) was significantly higher in the control than in the thinned plot (slope : 0.50 and 0.38 respectively). This inter-treatment difference in the T/PET relationship vanished in 1993 (**figure 9b**) as a consequence of the decreased transpiration of the control stand : the slope was reduced to 0.43 and a significant increase (0.48) was measured in the thinned plot. The difference in transpiration between 1992 and 1993 could partly be related to variations in leaf area (**figure 9c-d**). A large between-treatment difference in Stand Area Index was recorded during 1992 (**figure 9c**) and maintained throughout the growing season. Results from leaf litter collection indicated a lower difference ($1.0 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$) ascribed to an intermixing of leaves due to wind. The maximum values for the thinned and control stands were 3.3 and $5.1 \text{ m}^2\cdot\text{m}^{-2}$ respectively (**table II**). In 1993 (**figure 9d**), the between-treatment difference was reduced to 0.9 as a result of a decrease in the control plot (maximum : 4.2) while in the thinned plot it was maintained constant (maximum : 3.3). This result is consistent with the observed differences in stand transpiration as well as in rainfall interception. The decrease of LAI in controls and the stability of LAI in the thinned plot was surprising, and may be partly attributed to heavy caterpillar damage in spring 1993, which reduced LAI by about 0.5.

Circumference increment

The mean cumulated girth increment was higher in the thinned plot than in the control plot during the first year after treatment (**table III**). This was due to the significant effect of thinning on bigger trees ($> 400 \text{ mm}$ in circumference). The difference among treatments became statistically significant (t-test, 95%) in the second year. During 1993, an increased growth was again observed on bigger trees with a similar advantage to that in 1992. Trees in the 200-300 mm class also improved their growth. Interestingly, growth of trees in the intermediate class (300-400

mm) was not improved. When comparing inter-year growth for each plot, it was noticed that control trees reached the same increment of about 5.5 mm during 1992 and 1993. Nevertheless, these increments were lower than those observed earlier (7.08 mm in 1989 and 8.4 mm in 1990) but of the same magnitude as during the dry year 1991 (5.1 mm). On the contrary, thinned trees exhibited a significantly higher growth in circumference during 1993 (second post-thinning year), which was explained by better growth in the two smallest classes. The absence of significant difference in the biggest trees may be ascribed to the severe water shortage in 1993. The intra-year growth course showed that the higher increment in girth measured on the thinned trees resulted both from a higher growth rate and a longer growing period (**figure 10**). The growing period of the control trees was limited by the summer drought and growth stopped around day 200 (mid-July). A shrinkage of bark tissues in all circumference classes was observed during the 1992 drought. On the contrary, thinned trees exhibited a sustained growth till day 250 (mid-September). **Figure 10** illustrates the higher girth increment in thinned trees even during the first post-thinning growing season, especially in dominant trees and to a lesser extent suppressed trees, whereas the intermediate trees did not benefit from the treatment. These effects were also observed in the second year after thinning and were not eliminated by the more severe water shortage of 1993.

Discussion

Most of the measured parameters were modified early, during the first year following thinning and are discussed both at stand level and as individual tree behaviour. **Table IV** summarizes the modifications induced by the thinning during the first and the second year.

In the control plot, we observed a reduction of LAI from year 1 to year 2 accompanied by an almost proportional decrease in rainfall interception (see tables III and IV). The reduction in LAI (-18%) led to an equivalent reduction of the ratio of transpiration to PET (T/PET -15%) (**figure 11**).

In the thinned plot, the reduction in stand density caused immediate decreases in both LAI and rainfall interception. During the second year, both treatments had similar interception rates (17%) despite a difference in LAI of about $1.0 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$. This was due to differences in canopy structure between the thinned and control plots. LAI and its distribution within the canopy are directly involved in rainfall interception, but LAI is not necessarily proportional to stand density. For this reason many thinning experiments have shown that interception rate is not proportional to stand density (Rutter, 1968, Aussenac and Granier, 1988, Stogsdill *et al.*, 1989). Aussenac (1975) observed only a small reduction in rainfall interception (from 17.2 to 23.8%) as a result of a large decrease in stand density (70% of stems removed) in thinned oak stands, although the reduction was proportional to variations in LAI (28%).

As frequently observed (Sucoff *et al.*, 1974, Donner and Running, 1986, Aussenac and Granier, 1988, Stogsdill *et al.*, 1992), the relative extractable water was higher in the thinned stand than in the control, although the difference was not significant during the whole season. The more rapid development of soil water deficits in the control plot during the first year was due both to a higher soil water extraction and to reduced throughfall (Stogsdill *et al.*, 1992). Because predawn leaf water potential (Ψ_{wp}) reflects soil water potential in the wettest rooted horizon (Aussenac *et al.*, 1984, Bréda *et al.*, 1994), the higher Ψ_{wp} measured on thinned trees was consistent with the observed higher water availability (cf. Sucoff *et al.*, 1974, Donner and Running, 1986, Aussenac and Granier, 1988, Cregg *et al.*, 1990, Pothier and Margolis, 1990).

Although LAI in the thinned plot did not increase between the two years, a lower soil water content was observed during 1993 as a result of (1) a higher transpiration rate of the thinned plot,

(2) a larger amount of oak sprouts in the understory which invaded the thinned plot and (3) a lower rainfall. Understory was not taken into account in LAI measurements, although competition for soil water by the understory may occur (Black *et al.* 1980, Stogsdill *et al.* 1992). The LAI did not increase between the two growing seasons following heavy thinning. Whitehead *et al.* (1984) showed a rapid increase in leaf area after thinning in *Pinus sylvestris*. Aussenac and Granier (1988) studying the effects of thinning in a young Douglas-fir plantation observed a rapid recovery (in 3 years) of the pre-thinning water balance that was related to root recolonization and to an increase of tree foliar mass in the thinned stand, leading to higher transpiration rates. Cregg *et al.* (1990) also reported rapid changes in canopy leaf area. In the oak stand in our study, two growing seasons may not have been sufficient to detect any crown enlargement because the recovery of oak canopy closure would require a longer time than this needed by a coniferous species.

Thinning led to a proportional decrease of T/PET as a function of LAI. This is consistent with results of Morikawa *et al.* (1986), who measured a 17% decrease in transpiration rate, associated with a 22% decrease in stand leaf mass caused by thinning in a 31-year-old *Chamaecyparis obtusa* stand.

During the second year in our stand, the observed increase of T/PET (+16%) was not accompanied by any modification of LAI. As a consequence, the T/LAI ratio increased (+34%) which we interpreted as a positive effect of the thinning on crown insolation. In comparison, the T/PET ratio in the control plot showed a 27% decrease during the second year, that was associated with a 22% reduction in LAI (figure 11). It may be concluded from these observations that LAI limits transpiration (T/PET) in canopies with high LAI such as in the control plots, whereas in open canopies with a low LAI, transpiration is also dependent on climatic factors as net radiation, wind or vpd.

There was a significant increase in between-tree variability of sap flow densities (SFD) during both seasons after thinning. The variation coefficient of the mean sap flow density was consistently larger among trees from the thinned stand than among trees from the unthinned stand, and this variation increased between 1992 and 1993. Tree transpiration was not correlated with stem diameter but it was closely related to a local leaf area competition index. This was consistent with the results of Morikawa *et al.* (1986), who found no difference in the sap flow

density before and after thinning in trees in the intermediate crown position. Dye and Olbrich (1993) have found that maximal peaks of SFD in *Eucalyptus* were closely and linearly related to the sapwood area (SA) vs leaf area (LA) ratio. In oaks, the SFD to SA/LA relationship was poor, indicating that the SA / LA ratio did not reflect the increase in SFD. The effect of stand density on the relationship between leaf area and sapwood area has been studied for numerous coniferous species (see the recent review of Shelburne *et al.*, 1993). As a general conclusion of these studies, a higher amount of leaf area per unit sapwood area was often observed in the low-density stands. We did not observe such a modification in the allometric balance in oaks. Pothier and Margolis (1990) also did not observed changes in sapwood area two years after thinning in birch and fir, whereas Ψ_{wp} differed between treatments. A modification of leaf area per unit sapwood area should take more than two years. Phelps and Chen (1991) found that 15 years after thinning, the amount of heartwood was significantly greater in trees from unthinned than from thinned stands of white oak, regardless of crown class. Furthermore, they observed that the radial width of sapwood was 12 to 23% larger in thinned white oak than in the control, respectively for codominant and intermediate trees. In the present study, there were no significant differences in sapwood width among treatments on cores taken at the end of 1993.

Seasonal changes in stomatal behaviour could be attributed to changes in both leaf expansion and maturation (spring increase in g_s , Bréda *et al.* 1993) and soil water status. Stomatal conductance of control trees decreased with increasing drought to levels similar to those observed during the dry summer of 1991 (0.2 cm.s^{-1}) (Bréda *et al.* 1993). Differences in midday stomatal conductance between leaves in the upper and lower parts of tree canopies in both the control and thinned plots were small. This is consistent with the small difference in midday leaf water potential between upper and lower parts of the crowns, leaf-to-leaf variability was larger than variability between crown-layers. When a significant water stress was imposed, however the decline in g_s was more marked in the crown base of unthinned trees (Tan *et al.* 1977).

The similarity in midday g_s between treatments was not in agreement with the increase in sap flow density measured in the thinned trees. Nevertheless, even with identical g_s , the total tree transpiration could be different, because of differences in vertical profiles of vpd, which were

not measured here. In addition, Meinzer *et al.* (1991, 1993) emphasized the importance of taking into account the decoupling influence of the leaf and canopy boundary layers, when comparing transpiration estimated from porometric measurements or stem heat balance. A good agreement between transpiration measured at leaf or tree level generally needs a heavy sampling procedure, incorporating both multi-layer and multi-orientation sampling (Leverenz *et al.* 1982, Dolman *et al.* 1991, Dye and Olbrich 1993).

The soil-to-leaf hydraulic conductance (g_L) increased after thinning between 1992 and 1993 (+24%), as a consequence of the increase in sap flux density, and the constancy of soil-to-leaf water potential gradients. The mean value of g_L was about $2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{Pa}^{-1}$, which was close to g_L calculated in the control stand three years before (Bréda *et al.* 1993). Similar differences in g_L between control and thinned trees were also observed when expressed on a leaf area (instead on a sapwood area) basis. Hydraulic conductance values expressed per unit of leaf area were consistent with data of Reich and Hinckley (1989) and Simonin *et al.* (1994), obtained on various oak species and confirms the hypothesis of a proportional decrease in both sapwood width and leaf area in the control trees.

An improvement of radial growth was observed during the first season after thinning. As a consequence of the lower late summer water deficit in thinned than in control stands, growth in girth was maintained during a longer period at a sustained rate in the low density plot. Zahner (1968) has also arrived at the same conclusion for young *Pinus taeda* as did Aussenac and Granier (1988) for Douglas-fir. When radial expansion stopped in stems of control trees, REW ranged from 0.45 to 0.35 depending on the year. At the same time, REW in the thinned plot was about 0.55 and growth was still occurring at a high rate. Nevertheless, we could not establish a close relationship between cessation of girth increment and REW, probably because of the influence of climatic conditions during the previous year. In fact, previous effects of recurrent droughts, spring frost, reduction of LAI have to be taken into account in explaining inter-annual growth variation in this ring-porous species. Circumference increment of dominant trees was significantly improved by thinning, but the growth rate of the intermediate trees was more influenced than that of codominants, probably because of an increase in light for tree crowns which was more significant than for intermediate trees. Schlesinger (1978) reported the same

observation for pole-sized white oak. Phelps and Chen (1991) observed similar trend in examining increments on growth rings.

In conclusion, the thinning induced a significant increase in individual and stand-level transpiration of oaks, as a consequence of higher water and energy availability. But neither leaf area nor sapwood area increased, contrary to the rapid increase in leaf area generally observed on coniferous trees. This specific behaviour of oaks is likely related to its slow growth, which is highly dependent on previous climatic constraints.

Acknowledgements

The authors are grateful to E. Dreyer for his constructive comments and his contribution to the revision of the initial manuscript. Financial support for this research was provided by the research programme "G.I.P. Ecosystèmes Forestiers".

References

- Aussenac G, (1975)** Couverts forestiers et facteurs du climat : leurs interactions, conséquences écophysiological chez quelques résineux. Thèse de Docteur es Sciences, Univ. Nancy I, 234 p.
- Aussenac G, Granier A (1988)** Effects of thinning on water stress and growth in Douglas-fir. *Can J For Res*, 18, 100-105.
- Aussenac G, Granier A, Ibrahim M (1984)** Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) *Acta Oecologica, Oecol Plant*, 5, 241-253
- Black TA, Tan CS, Nnyamah JU (1980)** Transpiration rate in Douglas fir trees in thinned and unthinned stands. *Can J Soil Sci*, 60, 625-631.
- Braathe P (1957)** Thinnings in even-aged stands : a summary of European literature. Faculty of Forestry, University of New Brunswick, Fredericton, 92 pp.
- Bréda N, Cochard H., Dreyer E. and Granier A. (1993a)** Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can J For Res*, 23, 1136-1143.
- Bréda N, Cochard H., Dreyer E. and Granier A. (1993b)** Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Ann. Sci. For.*, 50, 571-582.
- Bréda N, Granier A, Barataud F, Moyne C (1994)** Soil water dynamics in an oak stand : soil moisture, water potentials and root water uptake. *Plant and Soil*, submitted.
- Cohen Y, Fuchs M, Cohen S, (1983)** Resistance to water uptake in a mature citrus tree. *J Exp Bot*, 34, 451-460.
- Cregg BM, Hennessey TC, Dougherty PM (1990)** Water relations of loblolly pine trees in southern Oklahoma following precommercial thinning. *Can J For Res*, 20, 1508-1513.
- Dolman AJ, Gash JHC, Roberts J, Schuttelworth WJ (1991)** Stomatal and surface conductance in tropical rainforest. *Agric For Meteor*, 54. 303-318.
- Donner BL, Running SW (1986)** Water stress response after thinning *Pinus contorta* stands in Montana. *Forest Sci*, 32, 614-625.

- Dye PJ, Olbrich BW (1993)** Estimation transpiration from 6-year-old *Eucalyptus grandis* trees : development of a canopy conductance model and comparison with independent sap flux measurements. *Plant, Cell Environ.*, 16, 45-53.
- Granier A, (1985)** Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci For*, 42 (2), 193-200.
- Granier A, (1987)** Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol*, 3, 309-320.
- Hamilton GJ, Christie JM (1973)** Construction and application of stand yield models. In : *Growth models for tree and stand simulation, Proceedings of IUFRO meetings*, edited by Fries J. ed, Stockholm, 223-237.
- Jarvis PG (1975)** Water transfer in plants. In *Heat and mass transfert in the plant environment. Part 1*. Edited by DA de Vries and NG Afgan, Scripta Book Co, Washington, DC, 369-394.
- Lang ARG, Yueqin X, Norman JM (1985)** Crop structure and the penetration of direct sunlight in discontinuous canopies. *Agric For Meteorol*, 37, 229-243.
- Lang ARG, Yueqin X (1986)** Estimation of leaf area index from transmission of direct sunlight in discontinuous canopies. *Agric For Manag*, 37, 229-243.
- Leverenz JW, Deans JD, Ford ED, Jarvis PG, Milne R, Whitehead D (1982)** Systematic spatial variation of stomatal conductance in a Sitka Spruce plantation. *J Appl Ecol*, 19. 835-851.
- Meinzer FC, Goldstein G, Holbrook NM, Jackson P, Cavelier J (1993)** Stomatal and environmental control of transpiration in a lowland tropical forest tree. *Plant, Cell and Environ*, 16, 429-436.
- Meinzer FC, Grantz DA (1991)** Coordination of stomatal, hydraulic, and canopy boundary layer properties : Do stomata balance conductance by measuring transpiration ? *Physiol Plant*, 83, 324-329.
- Morikawa Y, Hattori A, Kiyono Y (1986)** Transpiration of a 31-year-old *Chamaecyparis obtusa* Endl. stand before and after thinning. *Tree Physiol*, 2, 105-114.
- Mosandi R, Kateb HE, Ecker J (1991)** Untersuchungen zur Behandlung von jungen Eichenbeständen. *Forstw Cbl*, 110, 358-370.

- Ningre F (1990)** Comparaison de différentes modalités d'éclaircie du chêne sessile. Premiers résultats d'un dispositif expérimental situé en forêt domaniale de Réno-Valdieu (Orne). R.F.F., XLII, 254-264.
- Ningre F, Doussot R (1993)** La ressource forestière française en chêne rouvre et pédonculé, analyse et explication historique. Ann Sci For, 50, 593-606.
- Phelps JE, Chen PYS (1991)** Wood and drying properties of white oak from thinned and unthinned plantations. Forest Products Journal, 41, 34-38.
- Pothier D, Margolis HA (1990)** Change in the water relations of Balsam Fir and White Birch saplings after thinning. Tree Physiol., 6, 371-380.
- Reich PB, Hinckley TM (1989)** Influence of pre-dawn potential and soil-to-leaf hydraulic conductance on maximal daily leaf diffusive conductance in two oak species. Functional Ecology, 3, 719-726.
- Rutter AJ (1968)** Water consumption by forests. pages 23-76 in TT Kozolwski ed, Water deficits and plant growth, vol II, Academic Press, New York, 322 pp.
- Schlesinger RC (1978)** Increased growth of released white oak poles continues through two decades. J of Forestry, 76, 726-727.
- Shelburne VB, Hedden RL, Allen RM (1993)** The effects of site, stand density, and sapwood permeability on the relationship between leaf area and sapwood area in loblolly pine (*Pinus taeda* L.). For Ecol Manag, 58, 193-209.
- Simonin G, Cochard H, Delatour C, Granier A, Dreyer E (1994)** Vulnerability of young oaks (*Quercus robur*) to embolism : responses to drought and to an inoculation with *Ophiostoma quercii*. Ann Sci For, in press.
- Stogsdill WR, Wittwer RF, Hennessey TC, Dougherty PM (1989)** Relationship between throughfall and stand density in a *Pinus taeda* plantation. For. Ecol. Manage., 29, 105-113.
- Stogsdill WR, Wittwer RF, Hennessey TC, Dougherty PM (1992)** Water use in thinned loblolly pine plantations. For Ecol Manage, 50, 233-245.
- Sucoff E, Hong SG (1974)** Effects of thinning on needle water potential in Red Pine. Forest Sci, 20, 25-29.

- Tan CS, Black TA, Nnyamah JU (1977)** A simple diffusion model of transpiration applied to a thinned Douglas-fir stand. *Ecology*, 59, 1221-1229.
- Tomé M., Burkhart H.E. (1989)** Distance-Dependant Competitions Measures for Predicting Growth of Individual Trees. *For. Sci.*, 35, 816-831.
- Welles JM (1990)** Some indirect methods of estimating canopy structure. *In Sensing reviews*, Harwood Academic Publishers GmbH, UK, 5, 31-43.
- Whitehead D, Jarvis PG, Waring RH (1984)** Stomatal conductance, transpiration and resistance to water uptake in a *Pinus sylvestris* spacing experiment. *Can J For Res*, 14, 692-700.
- Zahner R (1968)** Water deficits and growth of trees. pages 191-254 *in* TT Kozolwski ed, *Water deficits and plant growth*, vol II, Academic Press, New York, 322 pp.

Figures captions

Figure 1 : Sapwood area (m^2) distribution in each diameter class (mm) before thinning (black bars) and after thinning (white bars). Sampled trees for 1993 sap flow measurements are indicated in their respective diameter class ; stars are for control trees, open circle for thinned.

Figure 2 : Seasonal evolution of relative extractable soil water (REW) computed from neutron probe measurements in both thinned (open symbols) and unthinned plots (solid symbols) during the growing season just following thinning (1992) and during the second post-thinning year (1993). The dotted line indicates the value of REW considered to be a water deficit threshold.

Figure 3 : Seasonal evolution of predawn (circles, Ψ_{wp}) and midday (triangles, Ψ_{wm}) leaf water potential (MPa) from two control (solid symbols and lines) and two thinned (open symbols and dotted lines) oaks during 1992 and 1993 growing seasons. Bars are standard deviation.

Figure 4 : Diurnal trends of sap flux density as measured on 3 control (solid lines) and 5 or 6 thinned (dotted lines) oaks during the first post-thinning year (a-d : 1992) or the second post-thinning year (e-h : 1993). Predawn leaf water potentials (Ψ_{wp}) were : a and b Ψ_{wp} control = Ψ_{wp} thinned = - 0.4 MPa ; c : Ψ_{wp} control = - 0.7 MPa and Ψ_{wp} thinned = - 0.5 MPa ; d : Ψ_{wp} control = Ψ_{wp} thinned = - 0.5 MPa ; e and f : Ψ_{wp} control = Ψ_{wp} thinned = - 0.25 MPa ; g : Ψ_{wp} control = - 0.7 MPa and Ψ_{wp} thinned = - 0.4 MPa ; h : Ψ_{wp} control = - 1.4 MPa and Ψ_{wp} thinned = - 0.5 MPa.

Figure 5 : Total leaf area (leaves from crown and epicormic shoots) as a function of sapwood area at breast height for control (solid circles) and thinned (open circles) oaks. Data were obtained at the end of 1993 (second season following thinning).

Figure 6 : Relationship between the total mean daily sap flux density as calculated over a period ranging from day 232 to day 241 (1993) and the competition index for the 6 thinned (open circles) and 4 control (solid circles) sampled oaks.

Figure 7 : Seasonal fluctuations of the mean specific hydraulic conductance (sapwood area basis) during 1992 and 1993 for two control (solid circles) and two thinned oaks (open symbols). Vertical bars are standard deviation.

Figure 8 : Seasonal pattern of stomatal conductance ($\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$) averaged for the control (solid symbols) and the thinned oaks (open symbols) for both base and upper part of the crown during 1992 and 1993.

Figure 9 : a-b : Mean daily stand transpiration (T , $\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}$) (assumed to be equal to sap flow) of thinned (open circles) and unthinned plot (solid circles) as a function of Penman evapotranspiration (PET , $\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}$). Each point was a day from the full foliated period (days of the year 150 to 300) of 1992 (a) and 1993 (b) years. The 1:1 relationship was shown (dotted line). c-d : seasonal course of stand area index (SAI , $\text{m}^2\cdot\text{m}^{-2}$) in control (solid circles) and thinned (open circles) stand during 1992 and 1993 ; maximal leaf area index (LAI) as observed using leaf litter collection was also reported (triangles)

Figure 10 : Seasonal course of mean growth in girth in control and thinned stands during 1992 (left part) and 1993 (right part). The 100 trees sample in each plot has been splitted into four initial circumference classes : < 200 mm, 200-300 mm, 300-400 mm, >400 mm.

Figure 11 : Relationship between T/PET ratio cumulated over the season in the control (C) and in the thinned (T) plots expressed as a function of leaf area index.

Tables

Table I: Stand characteristics of control and treated plots, before and after thinning as observed during the 1992 inventory. DBH : diameter at breast height.

	Number of trees · ha ⁻¹	DBH (mm) average trees	DBH (mm) dominant trees	Basal Area (m ² ·ha ⁻¹)	Sapwood Area (m ² ·ha ⁻¹)
Control	3352	95	171	24.6	13.0
Before thinning	3998	90	165	27.3	14.6
After thinning	3077	84	161	17.6	10.5
Removed	23%	114	221	35%	28%

Table II: Stand area index as observed with Demon measurements and leaf area index from litter collection of control and thinned plots at the end of the two studied years.

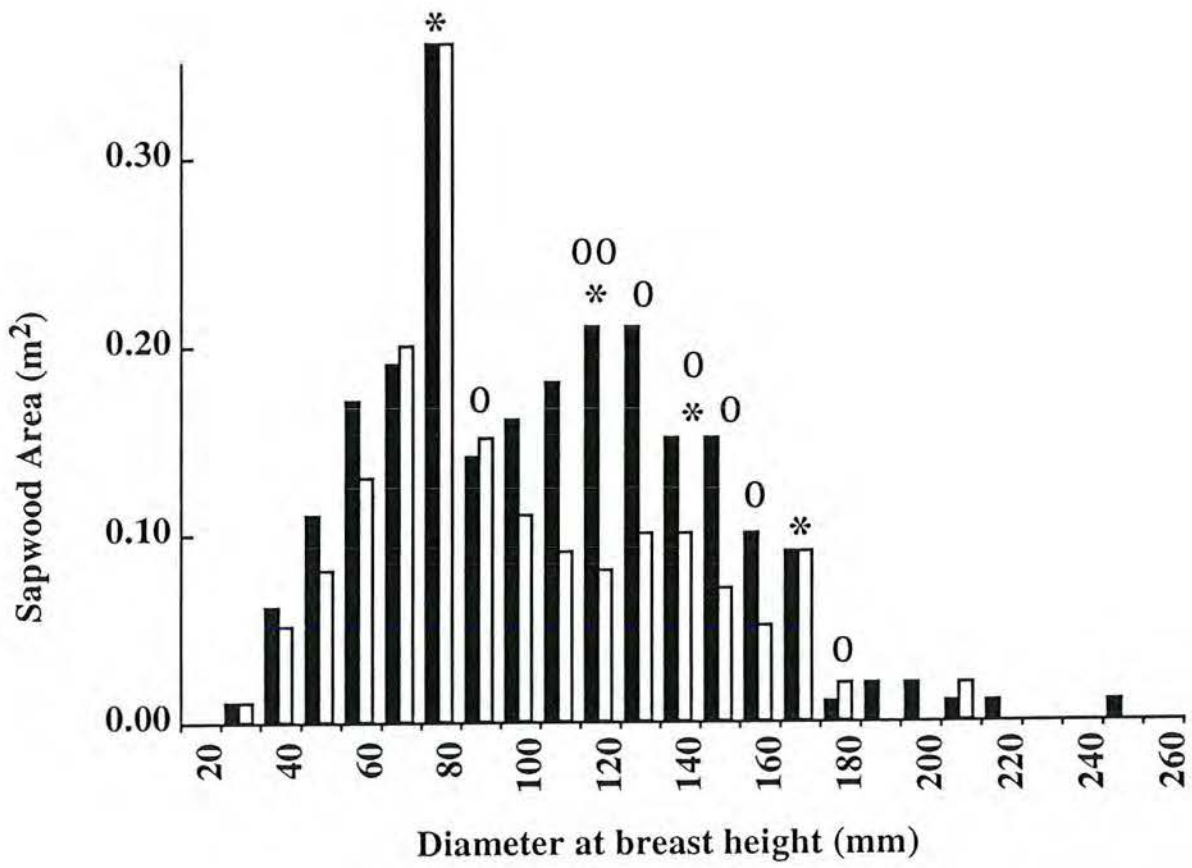
		SAI Demon	LAI litter collection
1992	Control	5.11	4.91
	Thinned	3.29	3.86
1993	Control	4.21	4.25
	Thinned	3.30	3.15

Table III: Cumulated circumference increment (mm) over the two studied growing seasons for control (C) and thinned (T) plot. Significance of differences (t-test) between treatments or years are indicated (NS : non significant, * : significant at 95%)

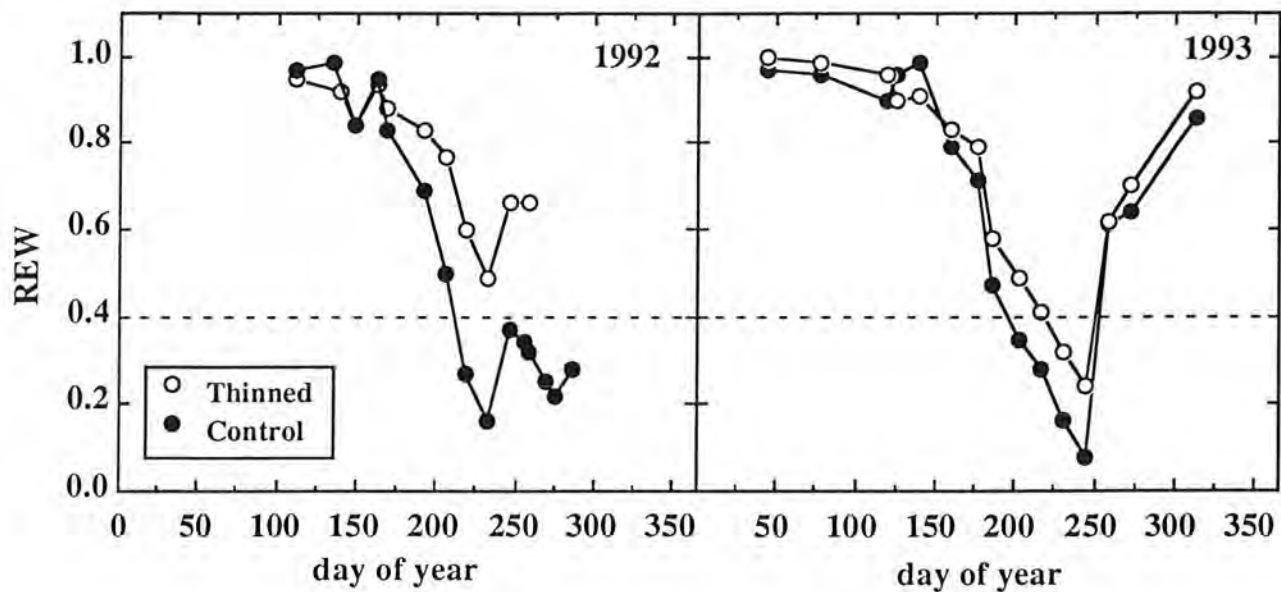
Circumference classes	1992		1993		Treatment effect		Year effect	
	Control	Thinned	Control	Thinned	C ₉₂ vs T ₉₂	C ₉₃ vs T ₉₃	C ₉₂ vs C ₉₃	T ₉₂ vs T ₉₃
all classes	5.3	6.4	5.8	8.8	1.02 (NS)	3.04*	0.41 (NS)	2.42*
<200 mm	0.0	1.7	1.8	3.5	1.83 (NS)	1.74 (NS)	1.96 (NS)	1.88*
200-300 mm	2.1	2.3	2.6	6.2	0.29 (NS)	3.59*	0.50 (NS)	3.81*
300-400 mm	5.1	6.1	5.6	7.2	0.96 (NS)	1.59 (NS)	0.45 (NS)	1.08 (NS)
>400 mm	10.8	15.4	10.0	15.4	4.64*	5.31*	-0.75 (NS)	-0.08 (NS)

Table IV: Summary of the parameters modified either by thinning (expressed as the thinned *vs* control ratio for 1992 and for 1993) or from one year to the other (expressed as the 93 *vs* 92 ratio in thinned and control).

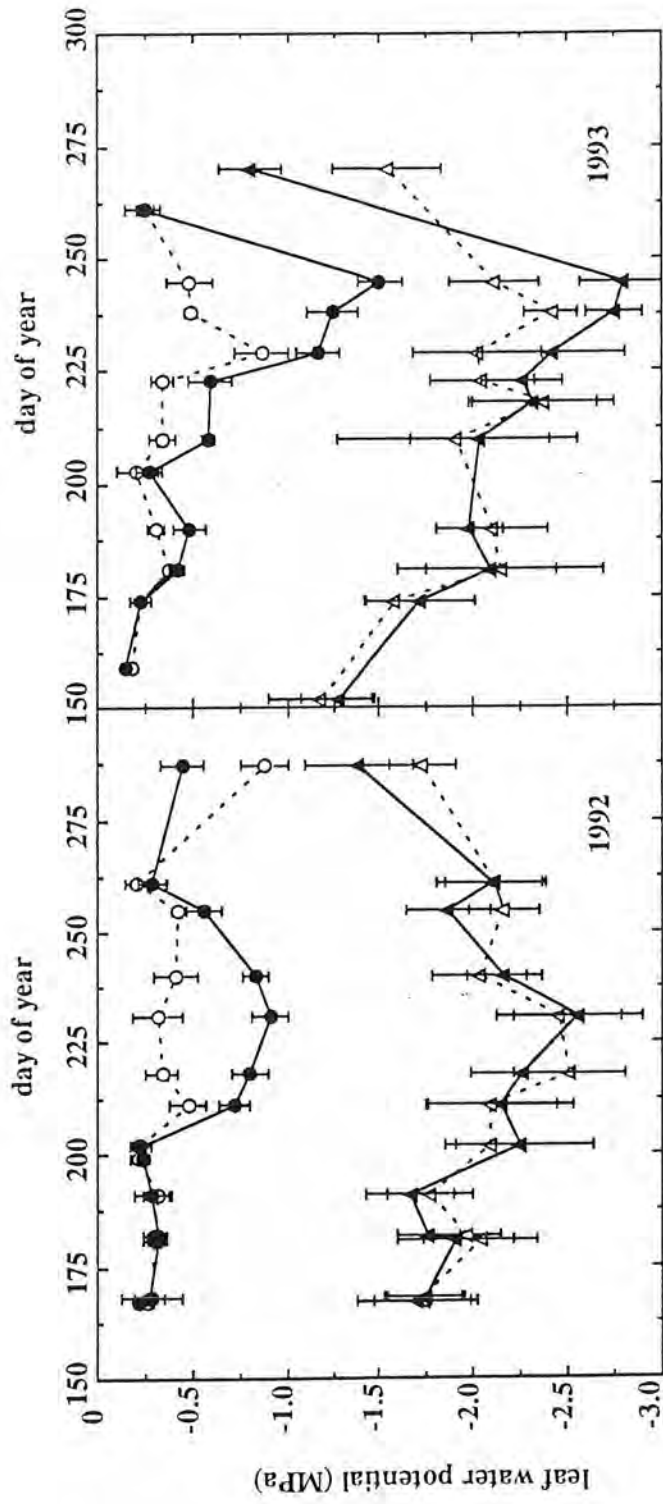
Stand parameters	T ₉₂ /C ₉₂	T ₉₃ /C ₉₃	(93-92)/93 %	T ₉₃ /T ₉₂	C ₉₃ /C ₉₂
Sapwood area per ha	0.81	0.81	0	1.00	1.00
Basal area	0.72	0.72	1	1.04	1.04
Leaf Area Index	0.64	0.78	18	1.00	0.82
Rainfall interception	0.70	0.96	27	1.06	0.77
T/PET over the season	0.68	1.03	34	1.03	0.68
T/LAI	1.06	1.33	20	1.51	1.21
Tree parameters	T ₉₂ /C ₉₂	T ₉₃ /C ₉₃	(93-92)/93 %	T ₉₃ /T ₉₂	C ₉₃ /C ₉₂
Leaf area/Sapwood area	-	1.00	-	-	-
Variation coefficient on mean SFD	1.26	1.43	12	1.79	0.79
SFD/PET over the season	1.32	1.88	29	1.88	0.75
T max (PET=6mm)	0.67	1.00	33	1.00	0.67
Mean gs (upper crown)	1.11	0.98	-14	0.72	0.82
Mean gs (base of the crown)	1.37	1.16	-18	0.70	0.82
Mean specific hydraulic conductance	1.12	2.03	45	1.31	0.72
Growth parameter	T ₉₂ /C ₉₂	T ₉₃ /C ₉₃	(93-92)/93 %	T ₉₃ /T ₉₂	C ₉₃ /C ₉₂
Mean increment in girth	1.21	1.52	20	1.38	1.09
Increment of <200 trees	-	1.94	-	2.06	-
Increment of 200-300 trees	1.10	2.38	54	2.70	1.13
Increment of 300-400 trees	1.20	1.29	7	1.18	0.92
Increment of >400 trees	1.43	1.54	7	1.00	0.65



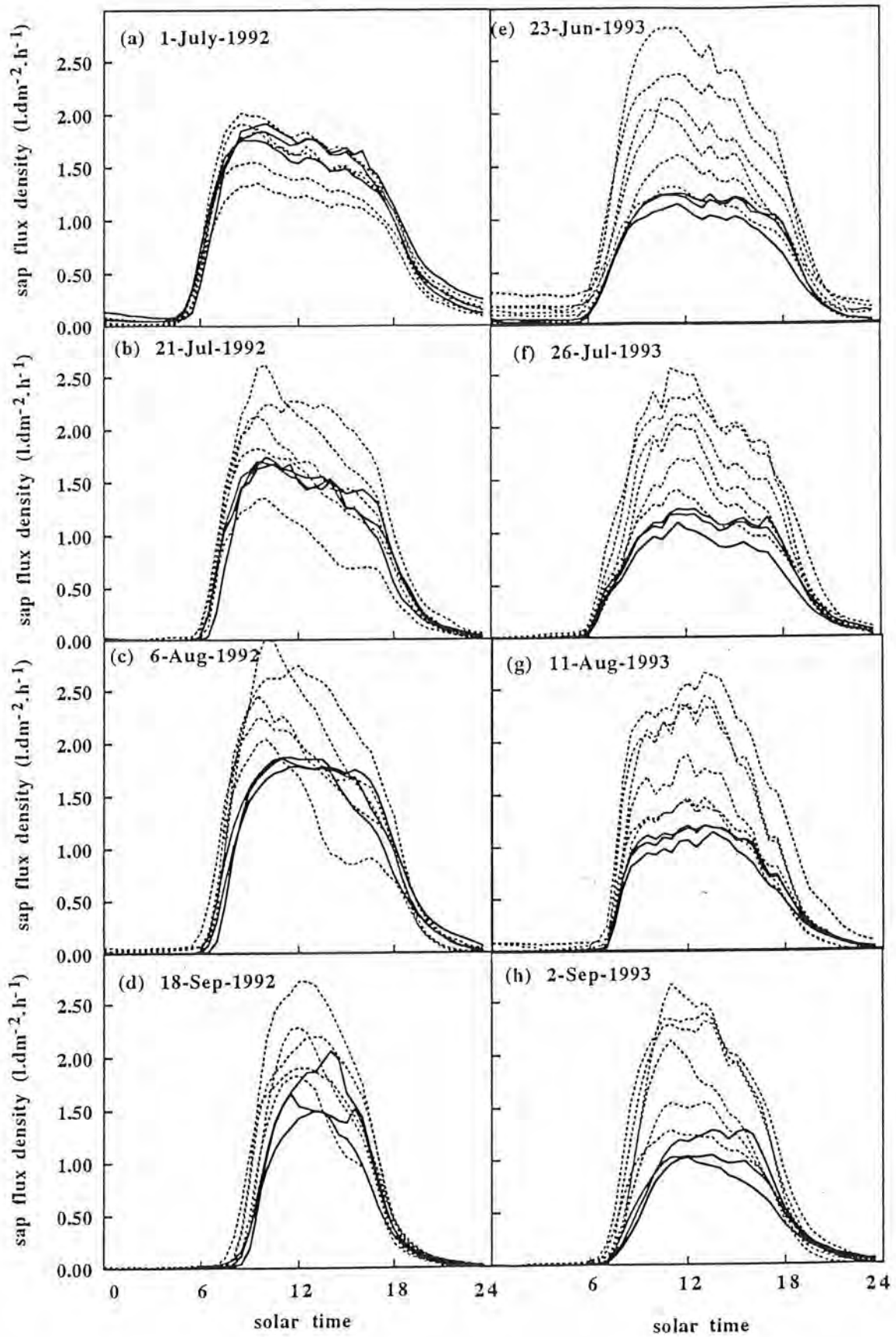
Bréda et al., 1994, Figure 1



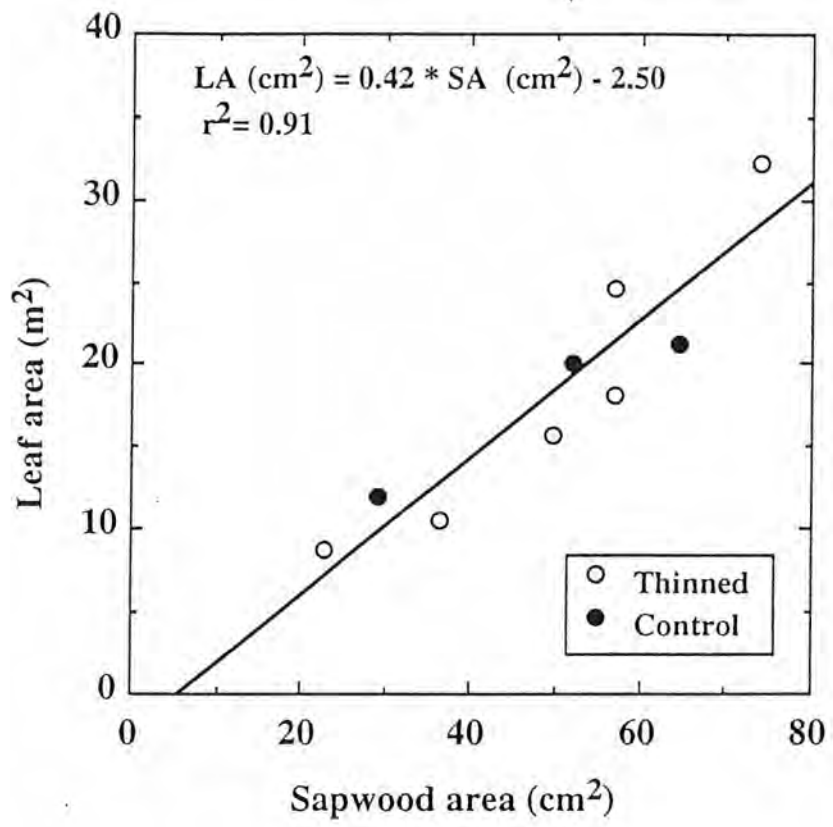
Bréda et al., 1994. Figure 2



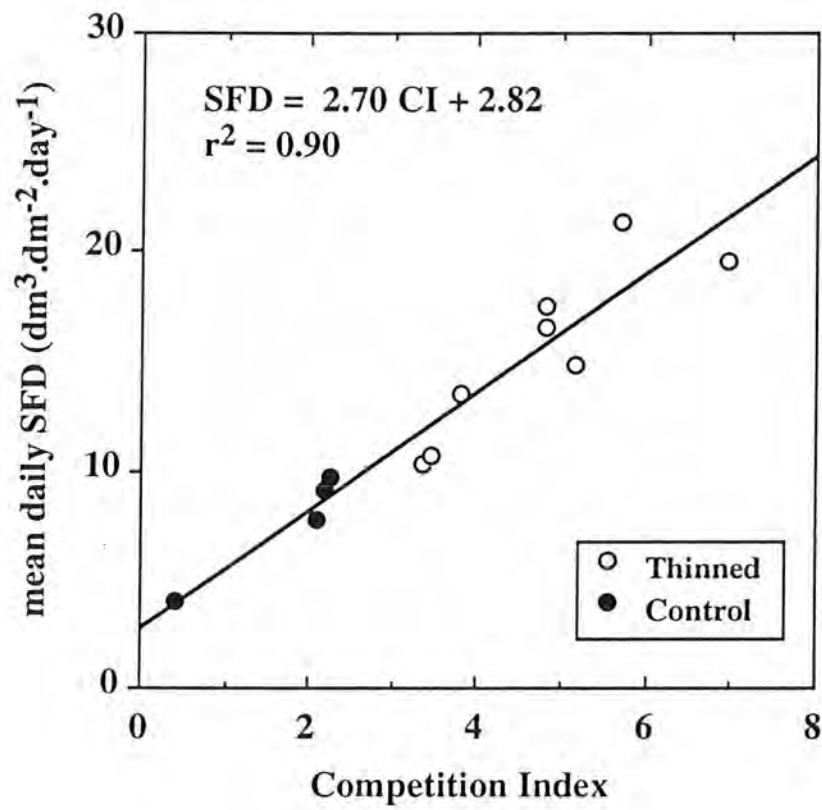
Bréda et al., 1994, Figure 3



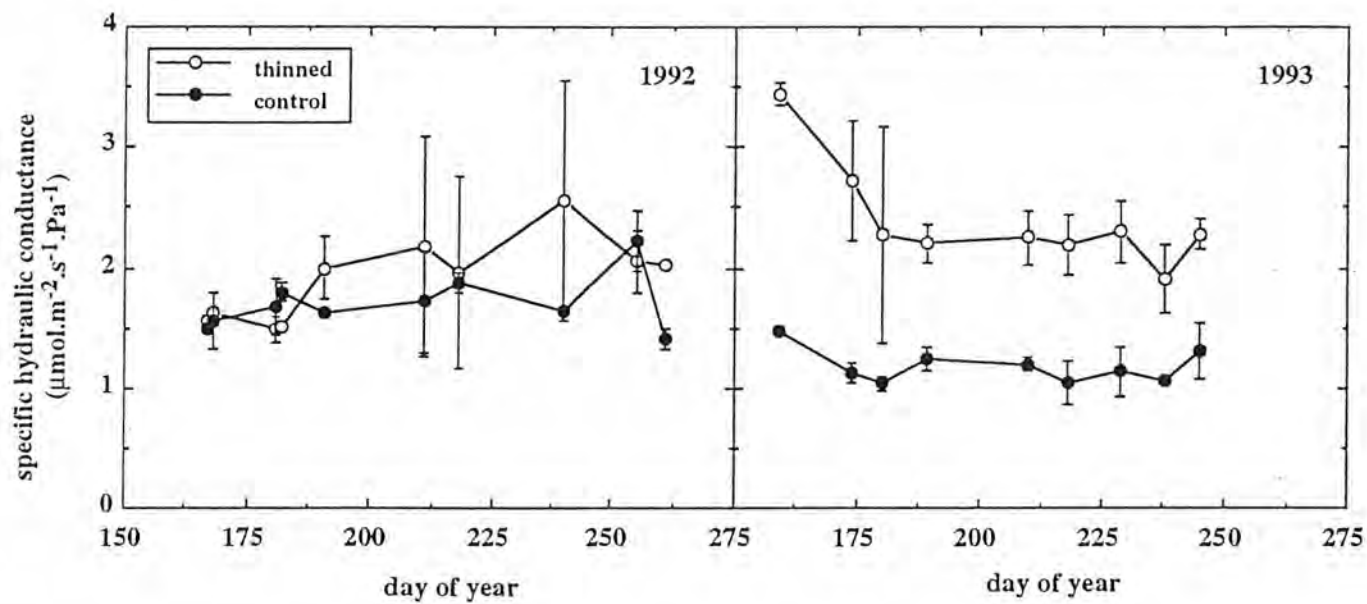
Bréda et al., 1994. Figure 4



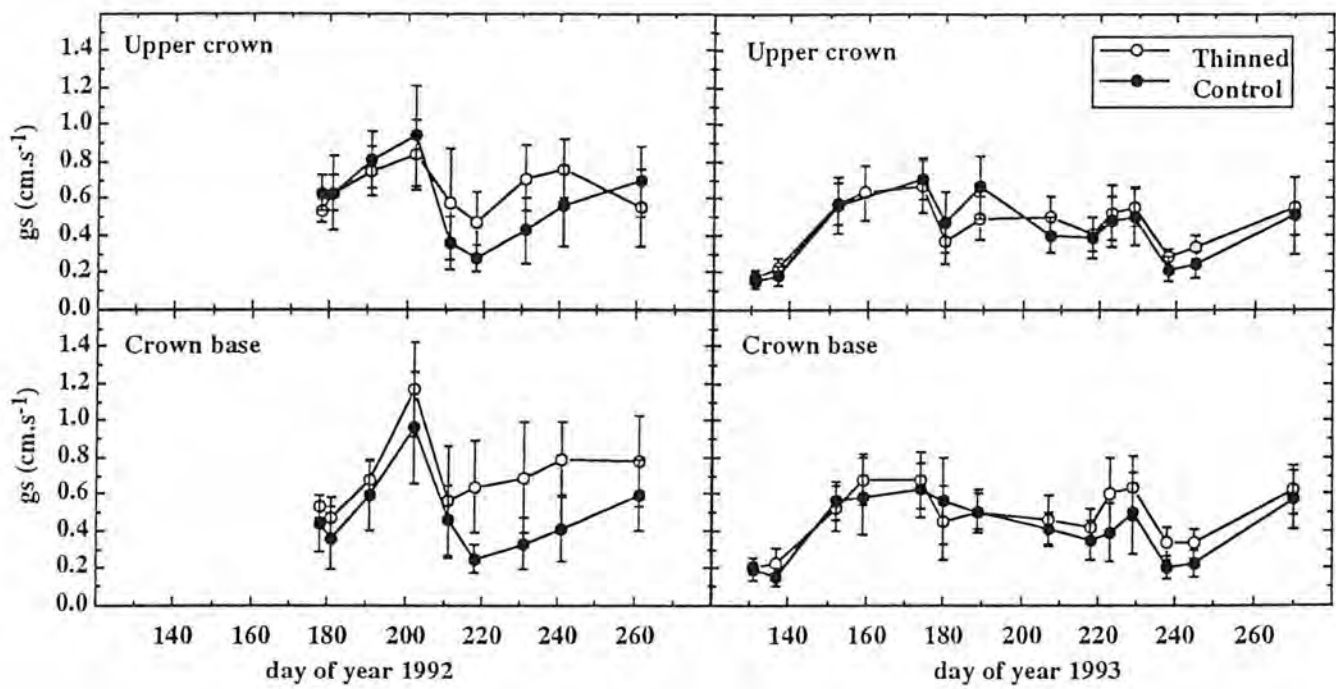
Bréda et al., 1994, Figure 5



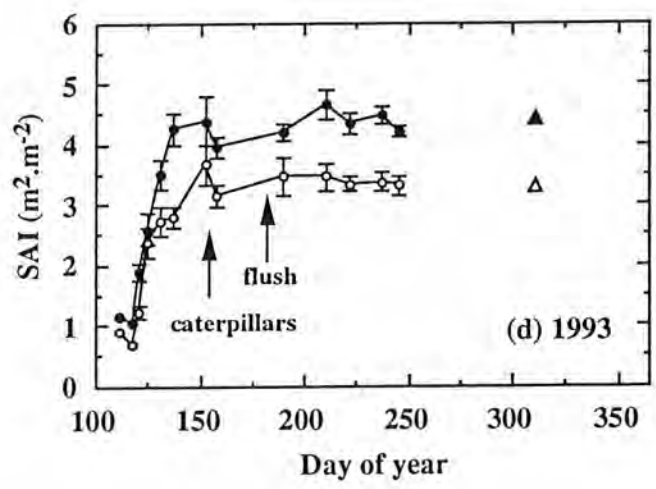
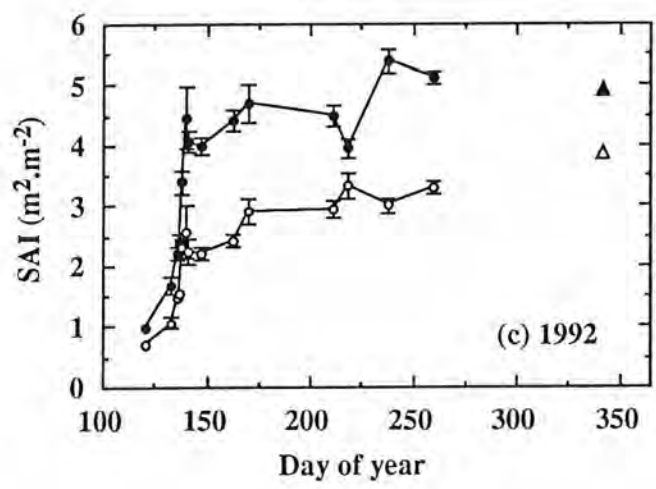
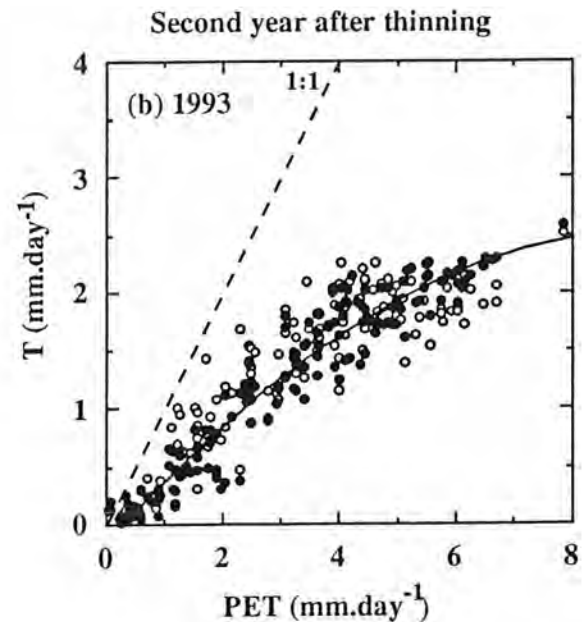
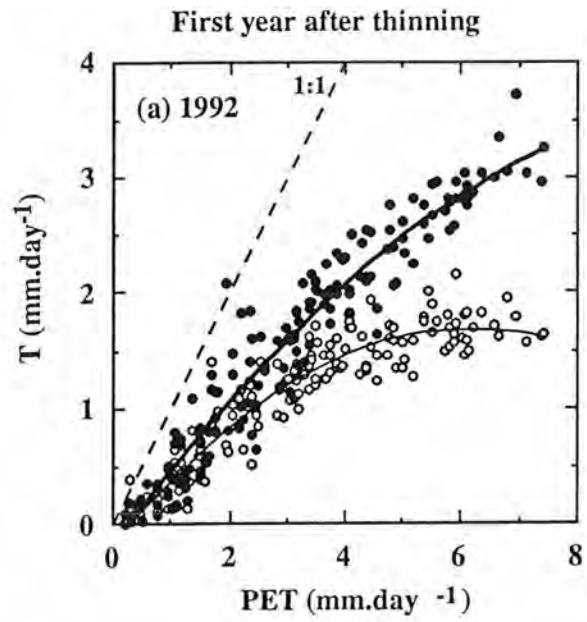
Bréda et al., 1994, Figure 6



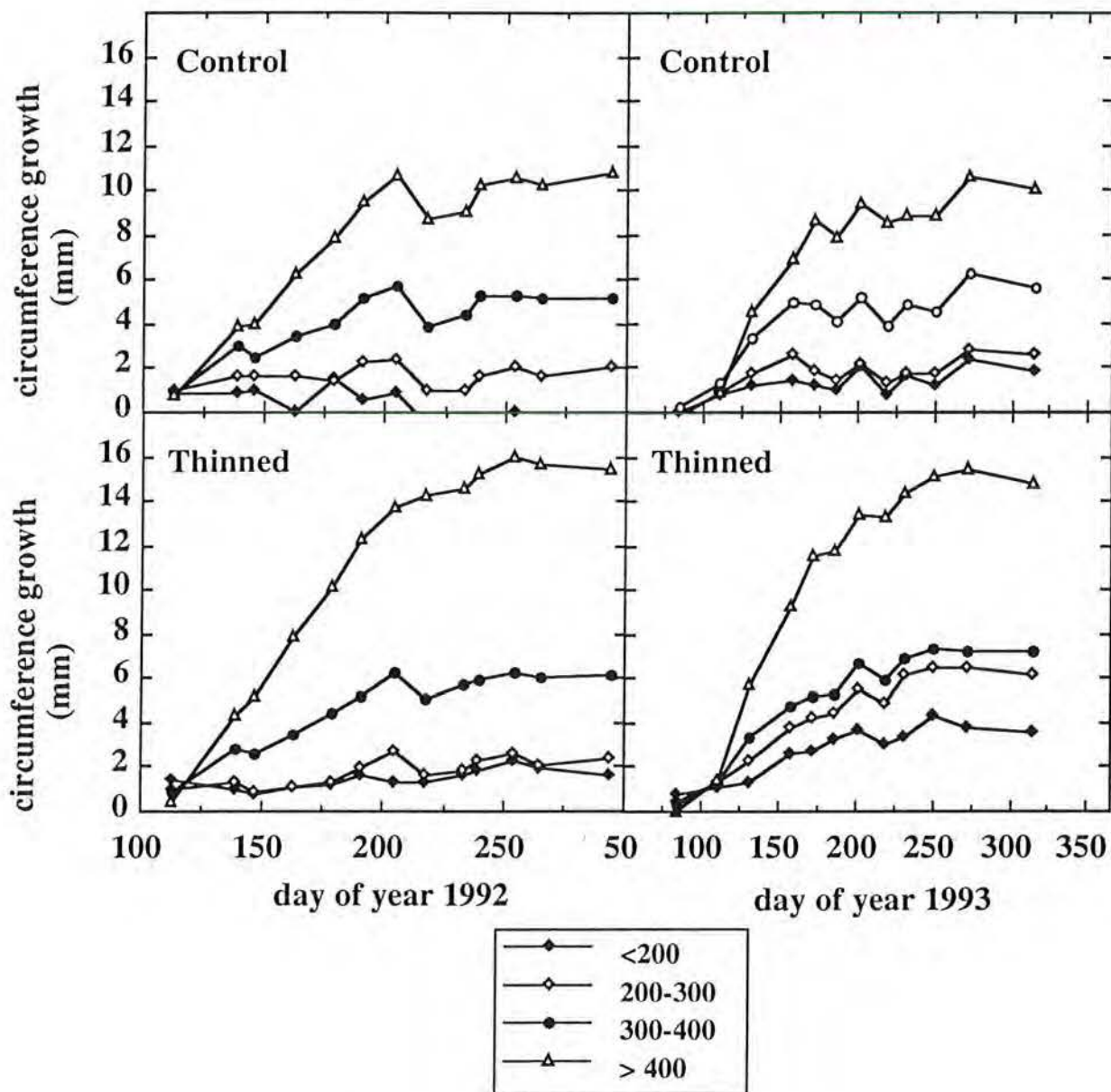
Bréda and al., 1994, Figure 7



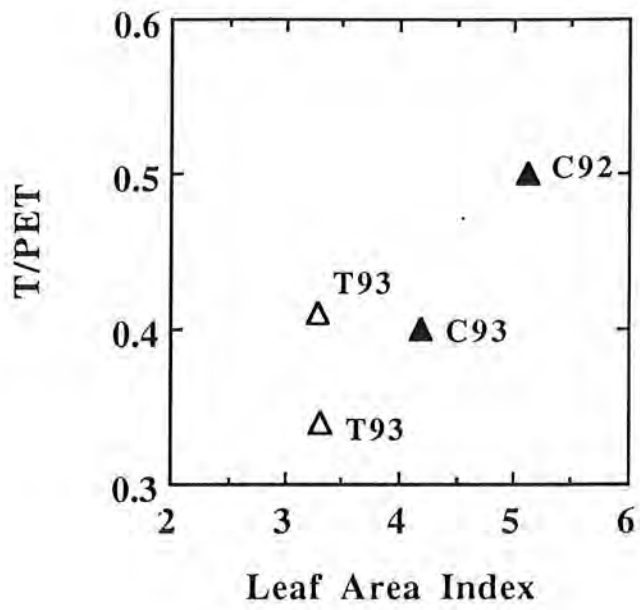
Bréda et al., 1994. Figure 8



Bréda et al., 1994. Figure 9



Bréda et al., 1994. Figure 10



Bréda et al., Figure 11

Publication 4

Soil water dynamics in an oak stand.

Part I. Soil moisture, water potentials and root water uptake.

Bréda N., Granier A., Barataud F., Moyne C.

Plant and Soil, soumis.

Soil water dynamics in an oak stand.

Part I. Soil moisture, water potentials and water uptake by roots.

5 Nathalie BREDA¹, André GRANIER^{1*}, Fabienne BARATAUD², Christian MOYNE²

¹INRA-Nancy, UR Ecophysiologie Forestière, Equipe de Bioclimatologie et
Ecophysiologie Forestières, Champenoux, F-54280 SEICHAMPS

²LEMETA, Laboratoire d'Energétique et de Mécanique Théorique et Appliquée,

1 0 URA 875, 2 av. de la Forêt de Haye, F-54516 Vandœuvre

1 5 (Soumis à Plant and Soil)

2 0

2 5

Short title : Soil water dynamics in an oak stand. Part I

* Correspondence and reprints

3 0 Key words : soil water potential, leaf water potential, *in situ*, root, drought, soil water
content, soil water uptake, *Quercus petraea*, *Quercus robur*

Abstract :

3 5

Soil water dynamic in a mixed stand of mature oaks (*Quercus petraea* and *Quercus robur*)
was studied under both natural conditions or imposed water shortage in a lysimeter. Root
density of each species was described *in situ* by counting roots in the trench surrounding
the dry plot. Soil water content and potential as well as tree pre-dawn leaf water potential

4 0

(Ψ_{wp}) were measured during three successive years. Water retention characteristics were
obtained by a combination of field measurements of soil water potential and soil water
content. The decreasing rooting pattern with depth was strongly related to soil physical
properties. The root system was split into two components separated by a layer rich in

4 5

measurements allowed to detect water content variations till -2.00 m. The distribution of
water uptake among the different soil layers varied when drought increased, deepest
water reserve including capillary rises being involved after partial depletion of the upper
part of the soil. Seasonal trends of pre-dawn leaf water potential (Ψ_{wp}) and soil water
potential of the wettest rooted zone were similar, generally observed at -140 cm. The

5 0

sharp loss of soil hydraulic conductivity in the upper dry horizons reduced then water
transport to roots leading to impossible potential equilibrium between tree and soil.
Finally, Ψ_{wp} appeared quite insensitive to variations of total soil water content ranging
from 40% to 100% of extractable water. Below this threshold, Ψ_{wp} decreased sharply to
a minimal value of about -2.0 MPa. This value may be a characteristic of the studied

5 5

oaks, without any difference among species.

INTRODUCTION

6 0 *Quercus petraea* (Matt) Liebl. and *Quercus robur* L. are European oaks that co-
occur in many places in France. Although previous studies (Lévy *et al.*, 1992) have
established that when growing together, sessile oak had a clear competitive advantage
over pedunculate, *in situ* measurements have shown no major difference among both
species under natural conditions (Bréda *et al.*, 1993b); these two oak species are water
stress tolerant, according to their stomatal and transpiration behaviour during water
6 5 shortage. Nevertheless, differences in rooting depth of co-occurring *Q. petraea* and *Q.*
robur may be involved in their soil water uptake efficiency, leading to different
competitive achievement in mixed stand. For a given species, the actual water availability
of the soil first depends on its roots density and distribution (Crombie *et al.*, 1988,
Callaway, 1990). Water uptake by roots depends also on the nature of the soil and on
7 0 water potential gradients across three components of the root-soil system in series : the
soil, a root-soil air gap, and the root (Nobel, 1991).

As it is difficult to measure directly root xylem potential, xylem pre-dawn water
potential has been interpreted as a measure of the effective soil potential at the surface of
the root system (Ritchie and Hinckley, 1975, Aussenac and Granier, 1978). The
7 5 interpretation of the pre-dawn potential measurements still remains difficult, especially for
forest species deeply rooted, because roots are non uniformly distributed in soil layers
differing by their water content and hydraulic conductivity. Aussenac *et al.* (1984) have
shown that the pre-dawn water potential was equal to the soil water potential at increasing
depths during a progressive drought. Some authors compared the reactions of species
8 0 markedly differing in their rooting depth (Cermak *et al.*, 1980, Goulden, 1991) and
concluded to contrasting patterns of access and utilisation of water, leading to differences
in drought sensitivity or resistance. The variation of pre-dawn water potential over a
growing season is strongly related to the effective depth where the maximum of root
absorption occurs. Nevertheless, few data are yet available to illustrate this pattern during
8 5 increasing drought, soil rehydration or under various stand densities.

Two different approaches can be used to describe changes in soil water content and
plant water uptake quantitatively, namely direct measurement, or modelling of the
components involved. A number of models are available describing the water flux in the
soil from the Darcy-Richard's equation combined with an extraction term accounting for
9 0 root water uptake (Molz, 1981). The roots distribution throughout the soil profile is an
essential parameter of these models for the description of water uptake from different
horizons. Most of the studies on plant and soil water relationships involved root system
description and water uptake measurements (Gardner, 1960). Nevertheless, a few works
combined both water uptake and soil water potential measurements in order to analyse
9 5 possible patterns of root absorption related to soil water availability (Rambal, 1984).

This paper includes two parts. The part I (present paper) is based on direct observations and measurements on adult trees from a mixed oak stand, in contrasting soil moisture conditions. We described here (1) the rooting profile, (2) the seasonal pattern of soil water potentials and soil water content, (3) the pattern of root water uptake during a drying cycle. The significance of pre-dawn water potential measured is also discussed. The objective of the second part (Barataud *et al.*, 1994) is to develop a model from these field data to quantify the soil-root impedance and its variations with drought development.

1 0 5 MATERIAL AND METHODS

Forest site and experimental design

The study was carried out in a 30 to 40-yr.-old oak stand in the Champenoux forest, France (48°44 N, 6°14 E, elevation : 237 m). *Quercus petraea* (Matt) Liebl. and *Quercus robur* L. were co-occurring, the former being more abundant than the latter. A simplified lysimeter covered by a water-tight roof was built to apply an artificial drought to oaks of both species. It consisted of a 5 x 5 m square including 17 trees and was surrounded by a 1.60 m deep trench. This experimental plot has been extensively described in Bréda *et al.* (1993b). As currently observed in mixed stand, both species were not intermixed inside this dry plot, but naturally separated into two groups. The comparative study was done during three successive growing seasons (1991 to 1993). Concurrently to this drought experiment, another experimental design was performed to analyse the effects of a thinning on trees water relations and on stand water balance (only *Quercus petraea*). The studied area was divided in two sub-plots 0.15 ha each, a control and a thinned, with basal area of 24.6 m².ha⁻¹ and 17.6 m².ha⁻¹ respectively (see Bréda *et al.* 1994a for a thorough description of this experiment).

Soil description : The oak stand was grown on a luvisol (F.A.O.), developed on a deep loam. The top horizons, consisting of a silty clay loam, presented a crumb structure. Hydromorphic spots appeared below 30 cm. A clay enriched horizon (B_{tg}), with a clay content of about 45%, bordered this upper layer between 60 and 80 cm depth (**figure 1**). Below 1 m depth, the clay content decreased while bulk density (determined using direct sampling on cylinders) increased continuously up to 1.55 at 1.15 m depth. The structural stability index of the soil (Henin *et al.*, 1956) increased continuously with depth (**figure 1**), slightly between 0 and -60 cm, and much more below. It indicated a good stability between 0-30 cm, that fall into disrepair as the bulk density increases to become unstable below 90 cm.

1 3 5 Root densities : The vertical distribution of root system for both species was described *in situ* when the trench of the lysimeter was dug, during June 1991. Roots were counted on the vertical face of the trench, using a 10 x 10 cm grid. This grid was applied and fixed on the observation walls, the soil surface being unsmoothed using a wire brush in the top horizons or a dagger in the deeper and more compact ones, in order to clear the roots along 1 or 2 cm. The root system was split into five diameter classes : <
1 4 0 3 mm, from 3 to 5 mm, from 5 to 10 mm, from 10 to 20 mm, and > 20 mm. Root diameter was measured using a calliper square. No attempt was made to measure bigger roots, which involvement in the water uptake is insignificant. Three replicates for each species were performed (160 cm depth x 120 cm large, i.e. 1.92 m² surface), on the East side of the lysimeter where Pedunculate oaks were located, on the West side for the group
1 4 5 of Sessile oaks. Each description was centred on the stem of one tree. Root density was expressed in number of roots.m⁻². A more extensive counting was previously made in a pure *Quercus petraea* plot from the same stand in a 17 m long and 1.40 m depth trench, using an identical description (unpublished data).

1 5 0 Soil water content : Volumetric soil water content was monitored using a neutron probe (NEA). Counts were logged every 10 cm depth for the upper 100 cm, and every 20 cm below. A reflector was used for the measurements near the surface. The lysimeter contained 5 access tubes, 4 of 1.80 m long and 1 central of 2.80 m long. Outside of this dry plot, tubes in the control (3 replicates) and in the thinned plots (13 replicates) were
1 5 5 1.40 and 1.60 m long, respectively. Each of these treatments was fit out with a 2.60 m long access tube. Measurements were performed every week during the growing season. Soil moisture profiles are expressed as volumetric water content (VWC), which were used to compute variation of water reserve (ΔR) between dates t_1 and t_2 calculated for a given soil layer using equation [1] :

1 6 0 [1]
$$\Delta R = [VWC * z]_{t_2} - [VWC * z]_{t_1}$$

where z is the thickness of soil layer expressed in mm

or relative extractable water (REW) of the total soil depth using equation [2] :

[2]
$$REW = (R - R_{min}) / EW$$

1 6 5 where R is the actual soil water content, R_{min} the minimum soil water content observed in the dry plot during the experiments. Total soil extractable water (EW), as observed at maximum soil drying was 165 mm.

Soil water potential was measured *in situ* with ceramic soil micropsychrometers (Wescor, Logan, UT). Readings were done in psychrometric mode using a Wescor HR-
1 7 0 33T dew point micro-voltmeter. Probes were fixed at the end of PVC tubes and vertically inserted in access holes bored using an extended masonry bit (diameter 1 cm). Five depths were studied, as defined by the soil horizons : -25, -50, -80, -110, -140 cm.

Measurements from micropsychrometers with zero offsets exceeding $3\mu\text{V}$ were rejected. Three sets of micropsychrometers were installed in the dry plot, two sets in both control and thinned plots. Measurements were performed early in the morning, from May to October during each field campaign.

Water retention curves of this soil have been extensively analysed in a previous work (Bréda *et al.*, 1994b), and were established either by using laboratory methods (clods and disturbed samples) or with direct field measurements, coupling water content and tensiometry or micropsychrometry. The water retention curves of 5 horizons established *in situ*, expressed as potential (MPa) instead as pF vs soil water content are reported on **figure 2**. All the horizons below -25 cm showed comparable curves characterised by a critical value of soil water content of about 0.30, below which water potential dropped suddenly ; minimal soil water content was about 0.25. The top horizon (-25 cm) exhibited a more progressive decrease in soil water potential, minimal value of soil water content being about 0.20.

Pre-dawn leaf water potential (Ψ_{wp}) : Three scaffolding towers (one in each treatment : dry, control and thinned) gave access to the tree crowns. Leaf water potential in the upper part of the crowns was measured weekly on 2 leaves per tree using a Scholander pressure chamber on two trees from both control and thinned plots. In the dry plot, two or three trees from both species were measured. Tree water potential was expressed at the soil reference level, by adding to the leaf water potential the gravimetric potential corresponding to the height of trees (0.16 MPa for 16 m). This corrected pre-dawn water potential was noted Ψ_{wp}^* .

Stand transpiration (T) was computed from continuous sap-flow measurements (Granier, 1987) on 2 droughted trees of both species (Bréda *et al.*, 1993a, 1993b). In the present study, results were expressed as mean daily transpiration ($\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}$). Sap flow measurements started on 25 June (day of year 177) and were stopped on end of October (day of year 304).

RESULTS

205

Rooting patterns of *Quercus petraea* and *Quercus robur*

Figure 3 gives an example of rooting lateral extension on both side of a sessile oak where root diameter classes are distinguished. No effect of the distance from the stem could be detected : the horizontal colonisation by roots was homogeneous. This randomly distributed fine roots was consistent with the low spatial variability of water content

210

between replicates (variation coefficients ranging from 2 to 5%, depending on the treatment). Fine roots (< 3 mm) represented 81% of the total; the proportion of each other classes (3 to 5 mm, 5 to 10 mm, 10 to 20 mm and > 20 mm) was 8%, 5%, 3% and 2% respectively (see **table I**). As clearly shown on **figure 4a**, the root system (as observed along a 17 m trench) could be divided into two vertical layers separated by the clay enriched horizon (B_{tg}) : the surface system till -70 cm, containing 85% of the fine roots and where all the diameter classes were present, and the deep one, quite exclusively composed of fine roots, ranging from -80 cm to the maximal described depth. This vertical distribution of roots was highly correlated with the reverse of the structural stability index ($r^2 = 0.97$) better than with other physical soil properties such as clay content ($r^2 = 0.45$) or bulk density ($r^2 = 0.85$).

For both species, fine root density decreased significantly (p 95%) from the top layer (0-40 cm) to the 50-80 cm horizon and then 90-120 cm (**Table II**). All diameter classes mixed, the mean root density on a 1.20 m deep profile was statistically higher for pedonculate oak than for sessile oak (P 95%) : 416 ± 13 roots.m⁻² for pedonculate against 330 ± 23 roots.m⁻² for sessile oak. An horizon to horizon comparison of rooting of both species showed a significantly higher root density for pedonculate than for sessile oaks in the upper horizons (0 to 40 and 50 to 90 cm). On the contrary, in the deepest studied soil layer (90-120 cm), sessile oak showed a higher but not significant root density than pedonculate oak.

Soil water profiles and water uptake during an increasing drought

Volumetric soil water content profiles recorded during 1992 drought are reported on **figure 4b** for the 2.80 m long access tube in centre of the lysimeter between the two species. Because the two sub-plots of each oak species were very close (inside a 5 m square), the pattern of water uptake during the drying cycle was not analysed for each species. Successive profiles were selected to illustrate the drying soil pattern. The field capacity profile showed a maximal water content ranging from 35% to 40% depending on the soil layers. Temporal variation of soil water content was measured down to -200 cm, corresponding to the bottom of the root system : highly ramified and mycorrhized roots were observed on cores taken at -200 cm. When comparing profiles observed at field capacity and on 10 June, the water content decreased mainly above the clay horizon (B_{tg}), containing the main part of roots. Pre-dawn water potentials were -0.1 MPa, indicating a high water supply. The following profiles reflected a deeper water uptake : -160 cm on 23 July, -200 cm on 5 August and 11 September. Later, almost no water content variation was recorded in the upper part of the soil. Such pattern was observed every year in each treatment. The water content was strongly reduced in all the rooted zone, and trees experienced a severe water stress ($\Psi_{wp} = -1.74$ MPa). In order to quantify water uptake during these typical periods, we calculated the variation of water

reserve (ΔR) between successive dates for five soil layers using equation [1]. Soil layers were defined from the patterns of soil water profiles been *a posteriori* defined, following the analyse of the soil water content profiles described above : 0-45, 45-85, 85-130, 130-210 and 210-260 cm. During the two Spring periods, the contribution of the upper layer (0-40 cm) was clearly the most important (**figure 5**), while the deeper layers showed a lower but significant water uptake. No water uptake was detected in the two deepest layers. More than 75% of water uptake was located above the B_{tg} horizon. The mean daily sap flow measured over this period was about 1.5 mm.day^{-1} and was equal to the sum of soil water depletion in each soil layer. Between July 23 and August 5, water uptake was then quite comparable in each soil layer except in the horizon B_{tg} that no more contained available water. The mean daily transpiration was still the same than during the previous period, about 1.5 mm.day^{-1} . In late Summer, extraction was mainly located between -140 and -200 cm soil layer, whereas water supply from the upper layers was strongly reduced. Total water uptake and daily sap flow rate were then lower than 1 mm per day. This decrease of transpiration related to drought has been elsewhere analysed (Bréda *et al.*, 1993b).

Soil water potential, REW and tree pre-dawn water potential

A large spatial variability soil water potential was observed, clearly related to the status of neighbouring trees : the rate of soil water potential decrease was higher at the vicinity of the dominant trees. Nevertheless, the water potentials gradients were comparable between replicates. The example shown on **figure 6** illustrates the situation observed in the centre of the dry plot. It emphasises the two-layers soil behaviour previously described : soil water potentials from -25 to -80 cm followed the same pattern than that of water content, with a sharper and earlier decrease than in the deepest ones. Pre-dawn water potential of trees was close to the soil water potential at -140 cm. Only limited variations of trees and soil water potentials were observed during September (day of year 240 to 280) ; at this time, the trees experienced a severe water stress (-2.0 MPa). Transpiration was then strongly reduced as well as water uptake (see figure 5) ; at this moment, the variability of Ψ_{wp} among trees increased.

Time courses of soil water potential were also measured in the two plots of the thinning experiment. The **figure 7** shows variations observed during 1992, this year being characterised by a Summer drought. In the control plot (**figure 7a**), a significant decrease of soil water potential was observed in all the horizons since the end of June (day of year 175). After a short rainy period, soil water potentials in the upper layers were restored to -0.25 MPa. The following dry period induced a large decrease of soil water potential in all the horizons. The minimal value, observed between -25 to -80 cm, was lower than -1.5 MPa, while the soil water potential observed at -140 cm remained the highest. As previously pointed out in the dry plot, the tree pre-dawn water potential was

290 close to the -140 cm soil water potential. An other interesting feature is the delay to
restore deep water potentials after re-watering (day 215) : when soil water potential in the
upper layer was about -0.1 MPa, it remained below -0.5 MPa in the deepest horizon. On
the other side, the thinned plot (**figure 7b**) showed slightly later (after mid July, day of
year 200) such a sharp soil water potential decrease in the upper horizons (till -1.5 MPa at
295 -25 cm), while the soil layers ranging from -80 to -140 cm remained above -0.5 MPa and
stable all along the season. Furthermore, pre-dawn leaf water potential of the trees never
dropped below this threshold of -0.5 MPa, showing a higher water availability in the
thinned plot. We plotted the pre-dawn leaf water potential Ψ_{wp} against the soil water
potential (Ψ_{soil}) measured at -140 cm, in the different treatments and years (**figure 8**). A
300 good correlation was pointed out and seemed to be a general feature for the studied
species on this site, because no difference may be detected among years and treatments.
When potentials were expressed in MPa, the regression was : $\Psi_{wp} = 0.79 * \Psi_{soil-140}$,
 $r^2 = 0.74$. A good relationship was also observed between pre-dawn water potential and
REW, with no difference among treatments, as shown on **figure 9**. Measurements
305 performed following re-watering were not reported here. Pre-dawn water potential
remained quite high for relative extractable water ranging from 1.0 to 0.4 and then
decreased strongly and linearly below this threshold. Pre-dawn water potential appears
thus to be insensitive to a decrease of the soil water content from field capacity to a 40%
reduction of the soil water availability.

310

DISCUSSION - CONCLUSION

In situ counting of roots has given a quantitative information on the vertical distribution of rooting. The shape of rooting profile that we presented was in good agreement with observations of Lucot and Bruckert (1992), who divided the root system of *Quercus robur* growing on a deep colluvial soil into two parts : the first ranging from 0 to -60 cm, containing 85% of total root density, and a deep system below -60 cm till -4 m ; in their study, the root density between -60 and -120 cm was higher than below, where roots were scarce. The vertical distribution of root diameter classes that we found out, with only fine roots being observed below the clay enriched layer, is also consistent with their results. Bédéneau and Auclair (1989) have also observed in a trench open in a mixed coppice of *Betulus* and *Quercus*, that 90% of the root biomass was located in the upper 50 cm.

Our results clearly showed that vertical roots distribution was closely and inversely related to soil physical properties, especially with bulk density (Zimmerman and Kardos, 1981) and structural stability index (Hillel, 1980) : these parameters continuously increased with depth in the studied soil whereas root density decreased.

The horizontal homogeneity and the absence of effect of the distance to the stem on root density could probably be ascribed to the high stand density. On the contrary, a cluster distribution of old roots (Oak and Birch) has been shown by Bédéneau and Auclair (1989), but their roots observation window was more than 1 m away from any stem. Nnyamah *et al.* (1978) found that the root density was highest close to the trunk and declined away from the trunk of Douglas fir. This heterogeneous root distribution may be related to the low stocking densities of the studied stands and to the root system architecture : coniferous trees are known to develop running root systems.

The deep vertical extension of the oak root system is well known (Abrams, 1990). On moist soils without limiting factor like mother-rock or solidified soil level, a rooting depth of 1 to 5 meters has been reported by many Czech works cited by Cermak *et al.* (1980), or more recently by Lucot and Bruckert, (1992). Nizinski and Saugier (1989) also mentioned the possible penetration of *Quercus petraea* roots inside limestone slab cracks. Bouten *et al.* (1993) described in a mixed oak and beech stand a decreasing root density with depth with a clear extra amount in the top of a boulder clay. Nevertheless, our rooting description was limited by the depth of the trench. But we underlined that it was possible to assess the maximal rooting depth from water uptake measured by using neutron probe. It has been demonstrated by Cermak *et al.* (1980) or Goulden (1991) that this indirect approach was efficient to compare co.-occurring species that differ markedly in rooting. On our site, this maximal depth was -2 m, but no significant differences could be pointed out between water content profiles down to -1.6 m near each species (data not shown) although some differences in root densities between species were noticed. This

3 5 0 specific root distribution must be carefully considered, because it was impossible to distinguish roots of the sampled trees from those of the nearest neighbouring oaks. Nevertheless, the higher root density of sessile oak in the deeper part of the rooting system may be an argument in favour of its competitive advantage on pedunculate oak in mixed stands.

3 5 5
The pattern of soil water uptake showed a gradual downward shift of the zone of maximum root water uptake as the soil dried. The deeper soil layers contributed largely to oaks water supply, despite their lower rooting densities than upper layers. Such an observation was also mentioned in mediterranean climate on *Quercus coccifera* (Rambal, 3 6 0 1984) or on young *Prunus persica* as (Garnier et al., 1986). In our experiment, the shallower soil compartment (located above the B_{tg}) was depleted from mid-July ; it should be noticed that radial tree growth was stopped at this date (Bréda, 1994). When water supply was provided by the deeper horizons, physiological processes (gas exchanges and growth) were strongly reduced. Independly of these soil water content 3 6 5 measurements, the variations of the maximal root water uptake depth has been confirmed by determination of 18-oxygen content in both soil water and xylem sap (Bréda, 1994).

At pre-dawn, water potential is generally assumed to approach equilibrium within plants as well as between plant and soil surrounding the plant roots. This general 3 7 0 assumption is not sufficient to give a precise interpretation of pre-dawn leaf water potential values for tall trees, which roots extended in a large range of soil potentials existing in the successive soil layers. The good correlation between Ψ_{wp} and Ψ_{soil} at -140 cm is a consequence of a thermodynamic equilibrium of potentials occurring in the rooted level showing the highest soil water potential (-140 cm). Aussenac et al. (1984) have 3 7 5 reported the same results on Douglas fir characterized by a shallow rooting (0-60 cm). An interesting point in both experiments is that the equilibrium at dawn is provided by a few roots, while during the night the upper roots are not able to rehydrate. In fact, upper root are unable to absorb water due to high resistance to water movement developed as soon as the soil dries : most of the soil hydraulic conductivity loss happens when the soil water 3 8 0 potential begins to decrease. As exposed by Hillel (1980) and calculated for the studied soil (see part II, Barataud et al., 1994), high soil hydraulic conductivity was observed only in soil with high water content, close to field capacity. Nevertheless, new fine roots might be regenerated during the growing season and involved in equilibrium at dawn, especially in the wettest horizon. Unfortunately, our experimental set-up was not suitable 3 8 5 for a dynamic view of the rooted zone. If such an hypothesis is correct, our Spring counting could underestimate the root density in this soil layer when the Summer water stress occurred. Bédéneau and Auclair (1989) have observed a strong root growth activity during Spring till July, followed by a period of reduced growth from August to

September. Dynamic of absorption capacity and variation in root lengths have also been
3 9 0 observed on *Quercus rubra* (Johnson *et al.*, 1984). The high growth rate of the young
roots (more than 1 cm per day), at least for young oaks (Pagès, 1992), reinforces the
hypothesis of lack of new roots in our root density estimate. Nevertheless, Reich *et al.*
(1980) have noticed on mature trees (*Quercus alba*) that root growth was continuous from
early March to late August, until soil water potential became limiting ; they observed a
3 9 5 significant decrease of root growth when Ψ_{soil} dropped below -1.0 MPa ; root growth
resumed later, following fall recharge of soil moisture.

In some cases, when capillary rises occur, this plant-soil equilibrium may appears
in a non-rooted layer (Tardieu *et al.*, 1990). Such a zone of capillary rises is however
restricted to soil layer having high conductivity (Bouten *et al.*, 1993). These authors
4 0 0 observed an increasing water uptake in the lower part of the root zone (around -1.5 m)
although the root density does not increase with depth. They concluded that the amount of
water from capillary rise was sufficient to maintain optimum conditions for water uptake
in this zone. Such a result was also observed in the present study : the water content
variations in the unrooted 220-260 cm layer, could be ascribed to capillary rises, allowing
4 0 5 to maintain significant transpiration rates at maximal drought.

The close relationship we found here between Ψ_{wp} and relative extractable water,
mixing different observations as those obtained from control, thinned or dry plots, and
for different years, appears as a useful tool for water balance modelling. The REW
4 1 0 threshold below which Ψ_{wp} decreases corresponds also to the beginning of the
transpiration decrease (Bréda *et al.*, 1994a). Black (1979) observed the same value (0.4)
for *Pseudotsuga menziesii*. For this species also, developed on a shallow soil and then
having access to a lower extractable water than our oaks, Granier (1987) found a single
relationship for both control and thinned plots with a decrease of the
4 1 5 transpiration/potential evapotranspiration ratio (T/PET) for REW reaching 0.3. The value
of 0.4 was also pointed out by Sucoff *et al.* (1974) in a red pine dense plantation.
Likewise, Dufrêne *et al.* (1992) have measured in an oil palm stand a sharp decrease of
the T/PET ratio when REW fell below 0.35. This threshold of 30-40% of maximal water
availability appears as a general feature, independent as well of the species as of the soil,
4 2 0 even if the sharp decrease of Ψ_{wp} below this value has different consequences on tree
transpiration and growth according to the drought sensitivity of the species. The early
reduction of relative extractable water (REW ranging from 1 to 0.4) had no consequence
on the bulk leaf water potential of the trees, because of the large amount of deeper roots
able to maintain sufficient water supply. In other respects, it is known that many
4 2 5 physiological variables (especially stomatal conductance and specific hydraulic
conductance) are already reduced at low water deficits (Bréda *et al.*, 1993a) ; hence pre-

dawn leaf water potential is a poor driving variable for phenomenon happening when soil begins to dry (Bréda, 1994).

- 4 3 0 Soil and rooting descriptions, soil water content and potential profiles under various drought conditions were analysed, and interpreted in term of water uptake. One limitation when studying trends in water transfer resistance using only soil and leaf water potential measurements, is that it cannot be concluded about the relative importance of soil-root resistance. In order to quantify the dominant water transfer resistances,
- 4 3 5 depending on the soil conditions, a model describing the water uptake and the soil-root impedance is developed in the following paper (Barataud *et al.*, 1994).

REFERENCES

- 440 **Abrams M D 1990** Adaptations and responses to drought in *Quercus* species of North America. *Tree Physiol.*, 7, 227-238.
- Aussenac G, Granier A 1978** Quelques résultats de cinétique journalière de potentiel de sève chez les arbres forestiers. *Ann. Sci. For.*, 35, 19-32.
- 445 **Aussenac G, Granier A, Ibrahim M 1984** Influence du dessèchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) *Acta Oecologica, Ocol. Plant.*, 5, 241-253
- Barataud F, Moyne C, Granier A, Bréda N 1994** Soil water dynamics in an oak stand. Part II. A model of the soil-root network compared with experimental data. *Plant and Soil*, submitted.
- 450 **Bédéneau M, Auclair D 1989** The study of tree fine root distribution and dynamics using a combined trench and observation window method. *Ann. Sci. For.*, 46, 283-290.
- Black T A 1979** Evapotranspiration from Douglas-fir stands exposed to soil water deficits. *Water Resour. Res.*, 15, 164-170.
- 455 **Bouten W, Schaap M G, Bakker D J, Verstraten J M 1992** Modelling soil water dynamics in a forested ecosystem. I: A site specific evaluation. *Hydrol. Proc.*, 6, 435-444.
- Bréda N 1994** Analyse du fonctionnement hydrique des chênes sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. PhD thesis, Nancy University, 52p + publications.
- 460 **Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A 1993a** Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. For. Res.*, 23, 1136-1143.
- 465 **Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A 1993b** Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. *Ann. Sci. For.*, 6, 571-582.
- Bréda N, Granier A, Aussenac G 1994a** Effets of thinning on soil water balance and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea*). *Tree Physiol.*, submitted.
- 470 **Bréda N, Granier A, Gras F 1994b** Comparison of soil water retention relationships established on altered or non disturbed soil samples and *in situ* measurements. Application to calculation of soil water potential. *Agronomie*, soumis.
- Callaway R M 1990** Effects of soil water distribution on the lateral root development of three species of California oaks. *Amer. J. Bot.*, 77, 1469-1475.

- 475 **Cermak J, Huzulak J, Penka M 1980** Water potential and sap flow rate in adult trees with moist and dry soil as used for the assessment of root system depth. *Biol. Plant.*, 22, 31-41.
- Crombie D S, Tippett J T, Hill T C 1988** Dawn water potential and root depth of trees and understorey species in south-western Australia. *Aust. J. Bot.*, 36, 621-480 631.
- Dufrêne E, Dubos B, Rey H, Quencez P, Saugier B 1992** Changes in evapotranspiration from an oil palm stand (*Elaeis guineensis* Jacq.) exposed to seasonal soil water deficits. *Acta Oecologica*, 13 : 299-314.
- Gardner W R 1960** Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil Sci.*, 89, 63-485 73.
- Garnier E, Berger A, Rambal S 1988** Water balance and pattern of soil water uptake in a peach orchard. *Agric. Water Manage.*, 11, 145-158.
- Goulden ML 1991** Nutrient and water utilisation by evergreen oaks that differ in rooting depth. PhD thesis, Standford University, CA, 145p.
- 490 **Granier A 1987** Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiology*, 3, 309-320
- Henin S, Monnier G 1956** Evaluation de la stabilité structurale d'un sol. CR 6^{ème} Congrès Int. Sc. Sol, Paris, 49-52.
- Hillel D 1980** Application of soil physics. Academic Press, Inc. : New York.
- 495 **Johnson P S, Novinger S L, Mares W G 1984** Root, shoot, and leaf area growth potentials of Northern red oak planting stock. *For. Sci.*, 30, 1017-1026.
- Lévy G, Becker M, Duhamel D 1992** A comparison of the ecology of pedunculate and sessile oaks : radial growth in the centre and North-West of France. *For Ecol Manag*, 55, 51-65.
- 500 **Lucot E, Bruckert S 1992** Organisation du système racinaire du chêne pédonculé (*Quercus robur*) développé en conditions édaphiques non contraignantes (sol brun lessivé colluvial). *Ann. Sci. For.*, 49, 465-479.
- Molz F J 1981** Models of water transport in soil-plant system : A review. *Water Resources Res.*, 17, 1245-1260.
- 505 **Nizinski J, Saugier B 1989** A model of transpiration and soil-water balance for a mature oak forest. *Agric. For. Meteorol.*, 47, 1-17.
- Nnyamah J U, Black T A, Tan C S 1978** Resistance to water uptake in a Douglas fir forest. *Soil Sci.*, 126, 63-76.
- Nobel P S 1991** *Physiochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego, CA, 635 p.
- 510 **Pagès L 1992** Mini-rhizotrons transparents pour l'étude du système racinaire de jeunes plantes. Application à la caractérisation du développement racinaire de jeunes chênes (*Quercus robur*). *Can. J. Bot.*, 70, 1840-1847.

- 5 1 5 **Rambal S 1984** Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera*
L. evergreen scrub. *Ecologia*, 62, 18-25.
- Reich P B, Teskey R O, Johnson P S, Hinckley T M 1980** Periodic root and
shoot growth in oak. *For. Sci.*, 26, 590-598.
- 5 2 0 **Ritchie G A, Hinckley T M 1975** The pressure Chamber as an Instrument for
Ecological Research. In : *Advances in Ecological Research*. Academic Press,
London, 9, 238-240.
- Sucoff E, Hong S G 1974** Effects of thinning on needle water potential in red pine.
Forest Sci., 20, 25-29.
- 5 2 5 **Tardieu F, Katerji N, Berthenod O 1990** Relation entre l'état hydrique du sol, le
potentiel de base et d'autres indicateurs de la contrainte hydrique chez le maïs.
Agronomie, 10, 617-625.
- Zimmerman R P, Kardos L T 1981** Effect of bulk density on root growth. *Soil*
Sci., 91, 280-288.

TABLES

530

Depth (cm)	<3 mm	3-5 mm	5-10 mm	10-20 mm	>20 mm	total
0-70	270	31	17	13	10	348
70-140	60	4	2	0	0	66
Total	336	35	19	13	10	414
%	81%	8%	5%	3%	2%	

535 **Table I** : Mean number of roots per square meter of description along a 17 m long trench open in a *Quercus petraea* plot

Depth	<i>Quercus petraea</i> Sessile oak	<i>Quercus robur</i> Pedunculate oak	between species differences
total 0-120 cm	330 (23)	447 (47)	P > S *
0-40 cm	720 (89)	978 (46)	P > S *
50-80 cm	174 (26)	229 (48)	P > S NS
90-120 cm	97 (6)	54 (15)	S > P NS

540

Table II : Roots densities (mean values and standard deviation) for the two studied oak species calculated for the all soil profile and for each horizon ; the star indicates significant differences between both species (Anova 90%).

545

FIGURE CAPTIONS

Figure 1 : Pedological description of the studied soil : granulometric composition in percent (clay : solid circles, loam : open circles), structural stability index (solid triangles) and bulk density profile determined using direct sampling on cylinders (open triangles).

Figure 2 : Soil water retention curves established *in situ* by using simultaneous measurements of soil water potential (tensiometers and micropsychrometers) and soil water content (neutron probe) in five depths (-25 cm : solid triangles, -50 to -80 cm : open circles, -110 to -140 cm : crosses). Each point is a measurement for a couple micropsychrometre - neutron probe access tube on a day. Data were obtained during 1992 and 1993 increasing drought inside the lysimeter.

Figure 3 : Lateral distribution of number of roots from each side of the stem. The description was made every 10 cm from the stem (reference distance 0). Rooting profile was break down into the five diameter classes (< 3 mm : light grey bars, 3 to 5 mm : grey bars, 5 to 10 mm : heavy grey bars, 10-20 mm : black bars, > 20 mm : white bars).

Figure 4 : (a) Rooting profile as described by counting where the 5 previous diameter classes are distinguished and (b) volumetric soil water content (VWC) profiles computed from neutron probe data at different dates during an increasing drought in the lysimeter. Pre-dawn leaf water potential of oaks corresponding to the successive drying profiles were -0.41, -0.62, -1.20, -1.74 MPa. The clay enriched horizon (Bt_g) is delimited with the dotted lines.

Figure 5 : Mean daily variation of soil water reserve (mm.day⁻¹) computed over periods ranging between two dates of soil water profiles presented on figure 4. This soil

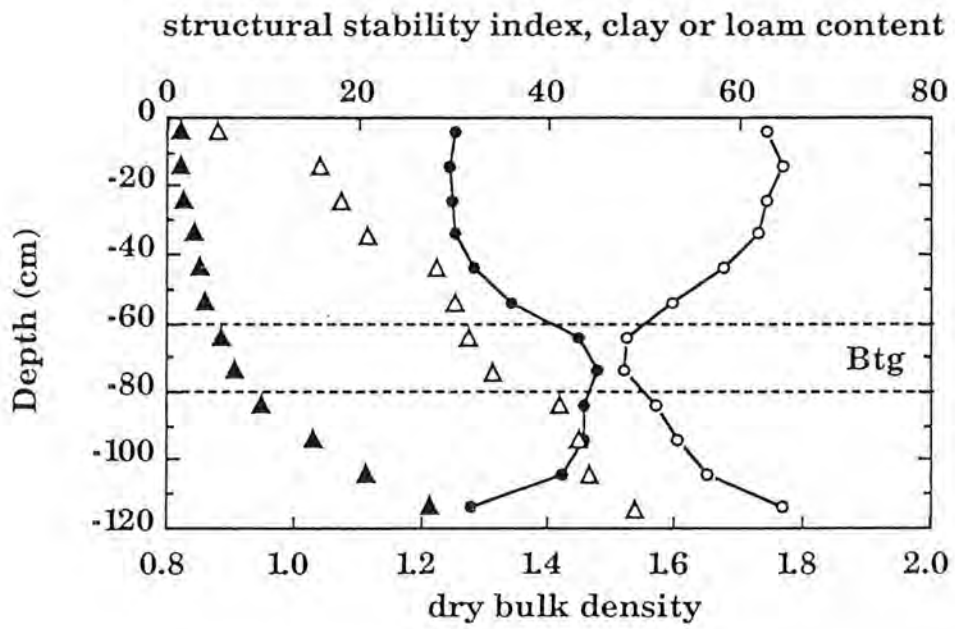
was separated into five soil layers (0-40 cm, 50-80 cm, 90-120 cm, 140-200 cm and
5 7 5 220-260 cm). Mean daily transpiration (T , $\text{mm}\cdot\text{day}^{-1}$) of both species is also reported.

Figure 6 : Seasonal trend (1992) of soil water potentials measured using
micropsychrometers at five depths in the centre of the lysimeter and pre-dawn water
potential expressed at the soil level reference (Ψ_{wp}^* , MPa, open circles) of sessile oaks
5 8 0 nearby growing (mean and standard error calculated from 3 trees).

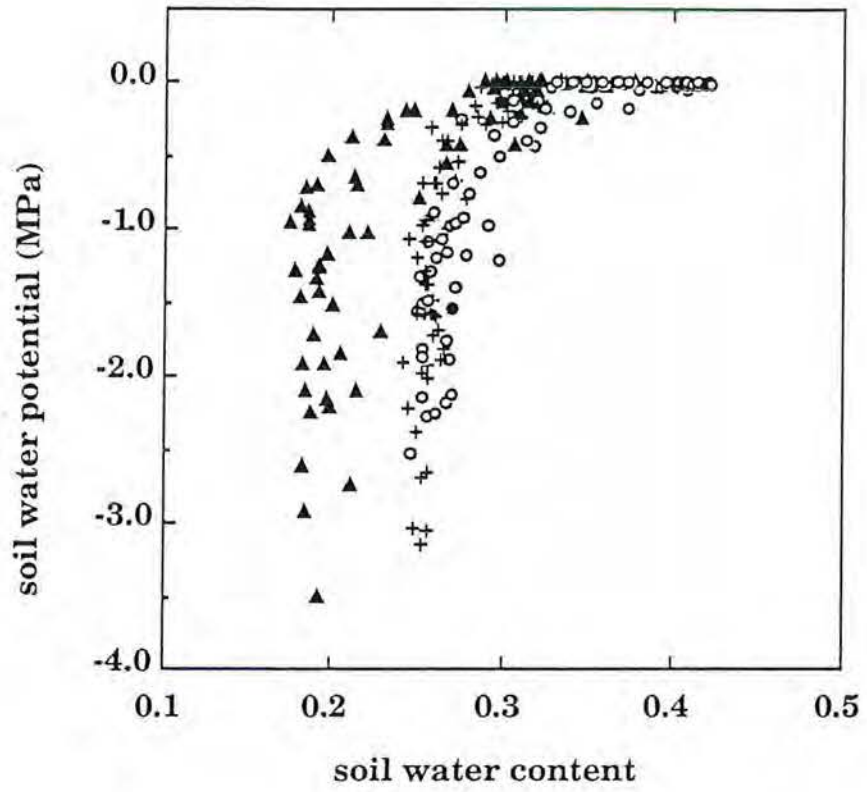
Figure 7 : Natural time-courses of soil water potentials (mean value from the two
sets of micropsychrometers) at 5 depths as observed during 1992 season. Pre-dawn
water potential at the soil level reference (Ψ_{wp}^* , MPa) of sessile oaks from the control
5 8 5 plot (a) and from the thinned treatment (b) are overlay plotted (mean and standard error
calculated from 2 trees from each plot).

Figure 8 : Regression between measured soil water potential at -140 cm and pre-
dawn water potential at soil level reference (Ψ_{wp}^* , MPa) during dry periods from control
5 9 0 plot (solid circles) and dry plot (open circles). Each point corresponds to a day, pre-dawn
water potential is a mean value from 2 or 3 trees per treatment, replicates for soil potential
measurements are distinguished by using different symbols (data from 1992 and 1993
campaigns).

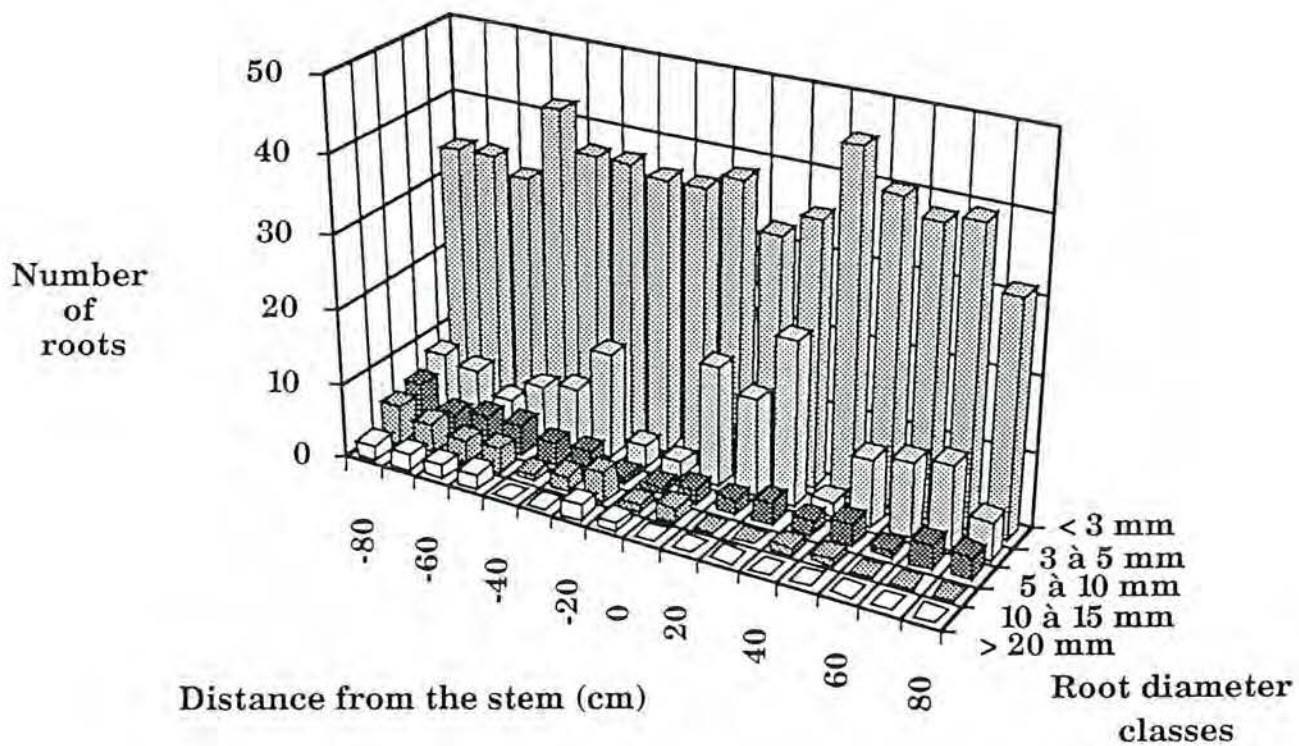
5 9 5 **Figure 9 :** Relative extractable water (REW) plotted against pre-dawn leaf water
potential (Ψ_{wp} , MPa). Reported data are only from drying periods and for all the studied
treatments and years (solid circles : control plot from 1989 to 1993, crosses : dry plot
from 1990 to 1993, open circles : thinned plot during 1991 and 1992). Each point is a
day where REW was computed from 3 to 13 water content profiles and Ψ_{wp} measured
6 0 0 on 2 or 3 trees (see material and methods).



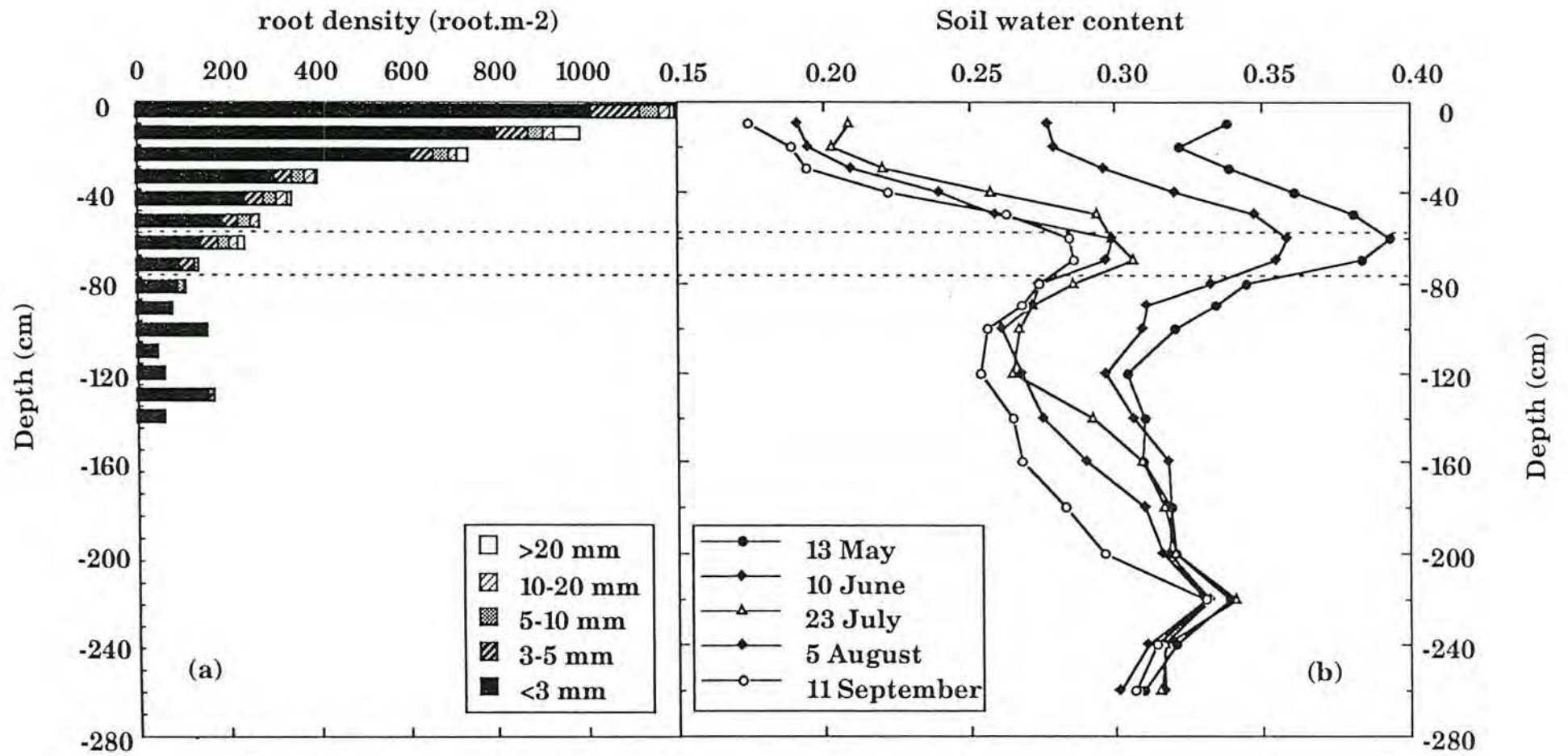
Bréda et Granier, 1994, Figure 1



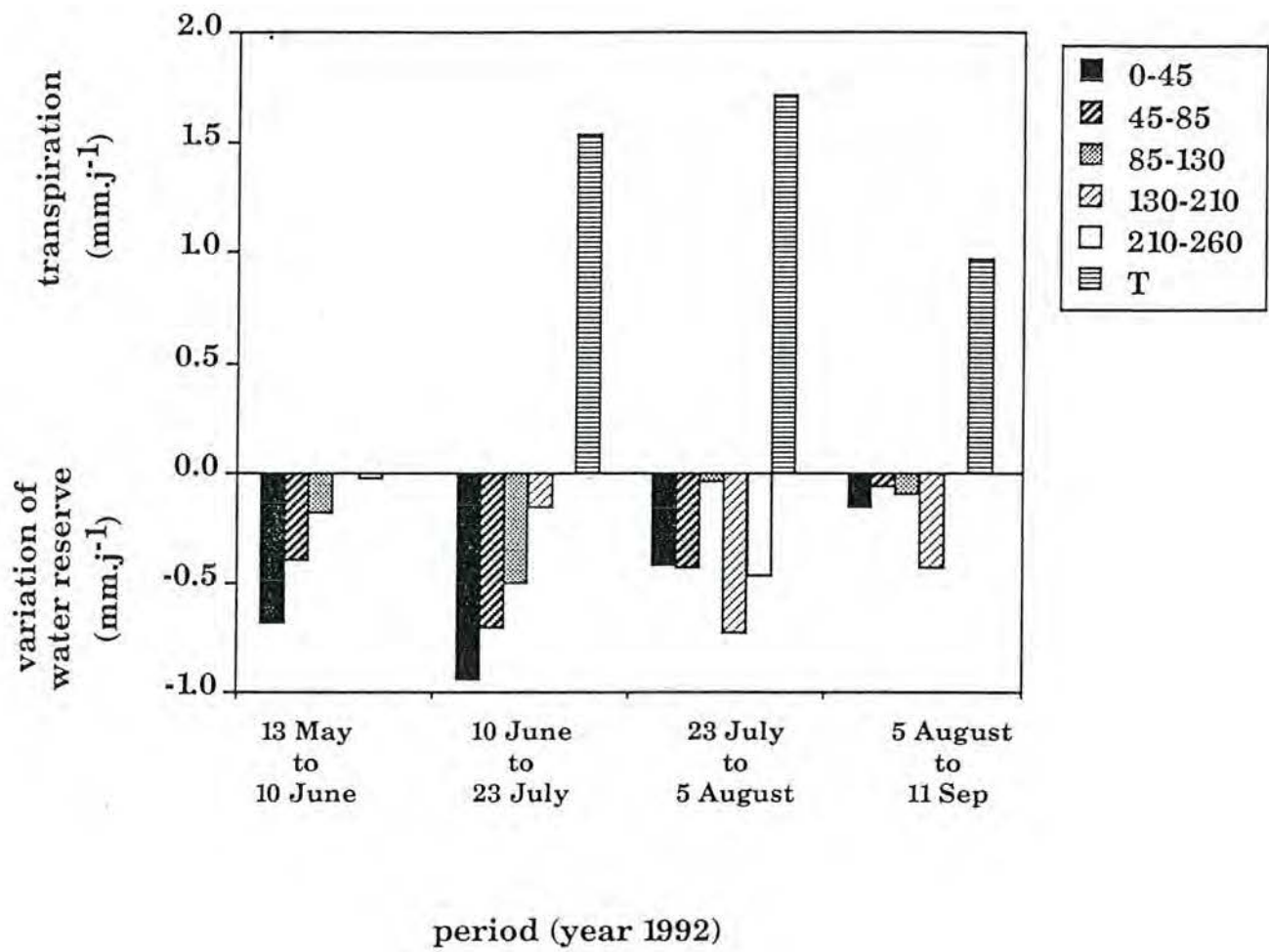
Bréda et Granier, Figure 2



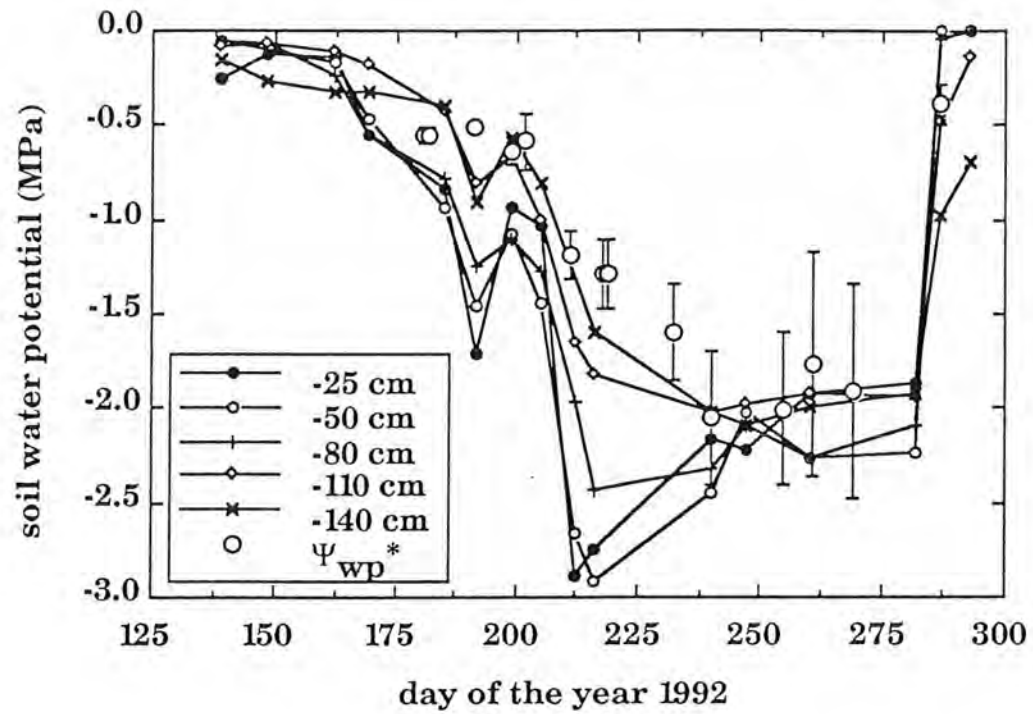
Bréda and Granier, Figure 3



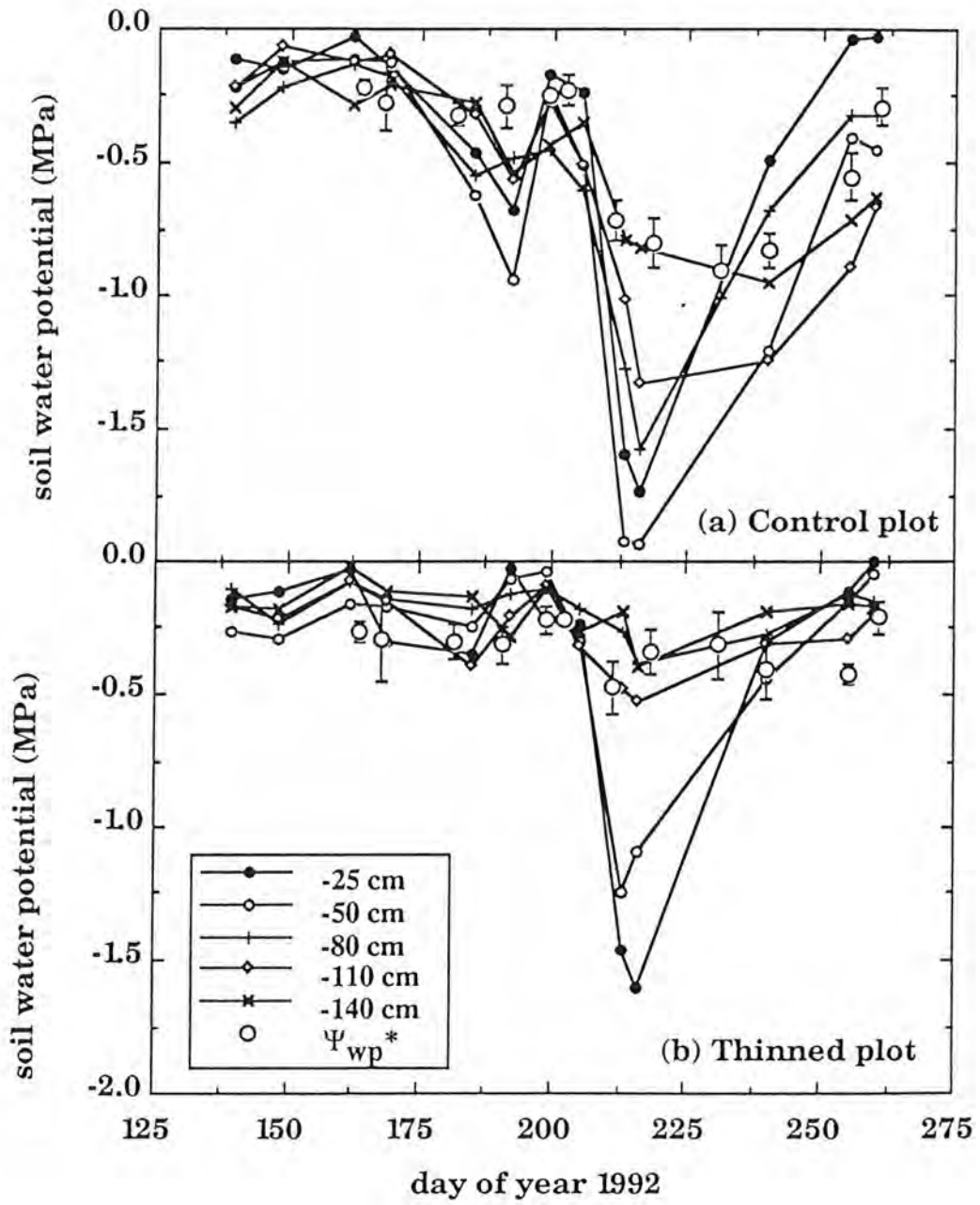
Bréda and Granier, Figure 4



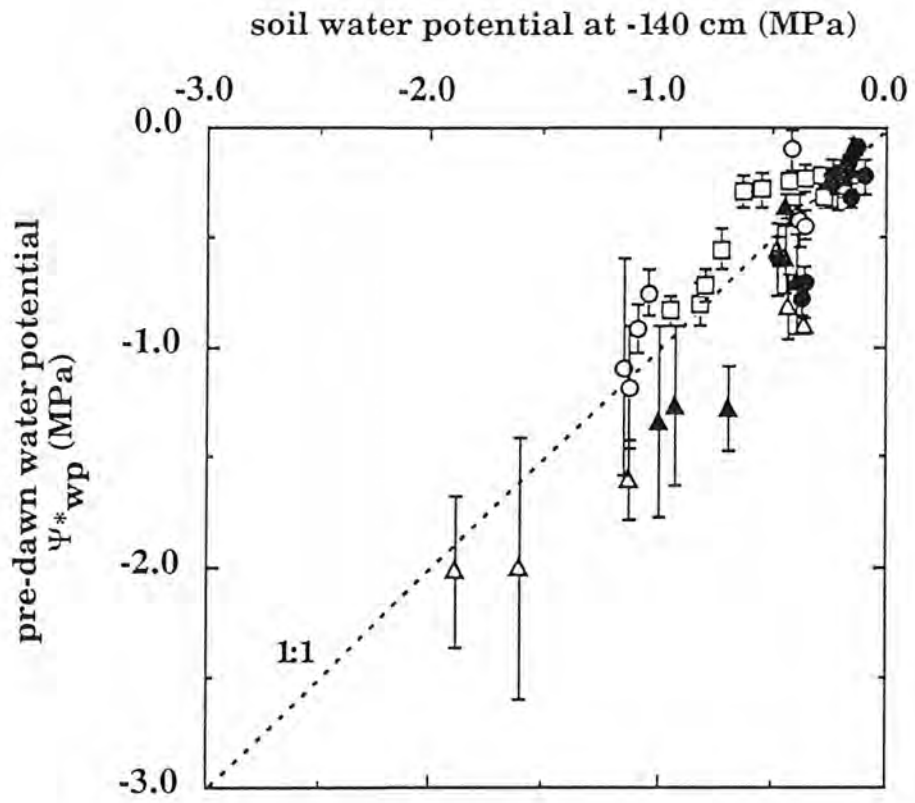
Bréda and Granier, Figure 5



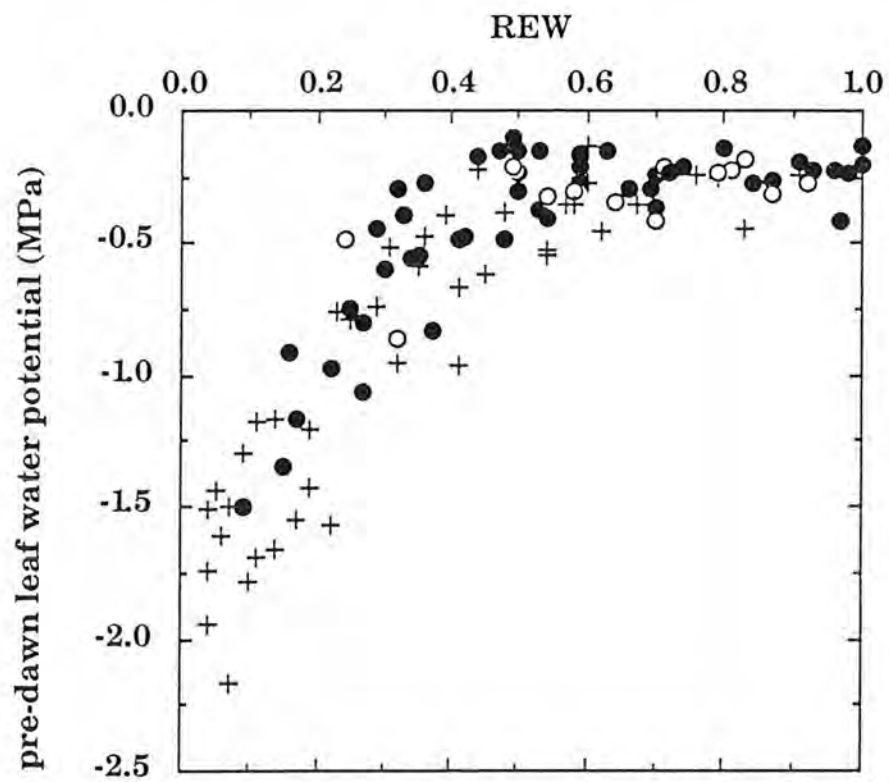
Bréda and Granier, Figure 6



Bréda and Granier, Figure 7



Bréda and Granier, Figure 8



Bréda and Granier, Figure 9

Publication 5

Axial and radial water flow in the trunk of oak trees :
a quantitative and qualitative analysis.

Granier A., Anfodillo T., Sabatti M., Cochard H., Dreyer E., Tomasi M.,
Valentini R., Bréda N.

Tree Physiology, accepté janvier 1994.

**Axial and radial water flow in the trunk of oak trees :
a quantitative and qualitative analysis.**

Granier A.^{1*}, Anfodillo T.², Sabatti M.³, Cochard H.¹, Dreyer E.¹, Tomasi M.²,
Valentini R.³, Bréda N.¹

¹ INRA Equipe Bioclimatologie et Ecophysiologie forestières,
Champenoux, F-54280 Seichamps

² University of Padova, Dipartimento Territorio e Sistemi Agro-Forestali, Via
Gradenigo, 6 - I-35 131 Padova, Italy

³ University of Tuscia, Dipartimento di Scienze dell'Ambiente Forestale e delle sue
Risorse, Via S. Camillo de Lellis, I-01 100 Viterbo, Italy

*Corresponding author

Summary

5 Axial water flow in the trunks of mature oak trees (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Q.*
robur L.) was studied by four independent techniques: water absorption from a cut trunk,
sap flowmeters, heat pulse velocity (HPV) and thermo-imaging. Estimation of the total
water flow with sap flowmeters, HPV and water absorption yielded comparable results.
We concluded from dye colorations, thermograms and axial profiles of sap flow and heat
10 pulse velocity that, in intact trunks, most flow occurred in the current-year ring, but there
were significant flows in the older rings of the xylem. This was attributed to the fact that
only earlywood vessels in the outermost ring were functional. When earlywood vessels
were artificially air embolised, total water flow through the trunk was only slightly
reduced probably because there was little change in hydraulic conductance in the whole
root-leaf sap pathway. The embolisation of the current-year vessels re-activated the
15 transport in the older rings.

20

25

Key words : sap flow, xylem, embolism, heat conduction, spatial variation, *Quercus*
petraea, *Quercus robur*

3 0 **Résumé**

Le flux axial d'eau dans des troncs de chênes adultes (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* L.) a été étudié au moyen de quatre techniques indépendantes : absorption d'eau par un tronc coupé, fluxmètres, implusion de chaleur (HPV) et thermogrammes.

3 5 L'estimation du flux de sève total avec les fluxmètres, l'HPV et l'absorption d'eau conduit à des résultats similaires. Nous avons conclu, à partir de colorations, de thermogrammes ainsi que des profils axiaux de flux de sève et des mesures HPV que, dans des troncs intacts, la majeure partie du flux se situe dans le cerne de l'année, mais qu'il existe toujours des flux significatifs dans les cernes plus anciens du xylème. Ceci
4 0 a été attribué au fait que les vaisseaux du bois de printemps ne sont fonctionnels que dans le cerne le plus externe. Lorsque les vaisseaux du bois de printemps ont été artificiellement embolisés, le flux total à travers le tronc n'a été que peu réduit, probablement en raison d'une faible modification de la conductance hydraulique totale des racines aux feuilles. L'embolie des vaisseaux du dernier cerne a conduit à une
4 5 réactivation des cernes plus anciens. Les résultats sont discutés en terme d'"efficacité" ou de "sécurité" du xylème chez les espèces de chênes.

5 0

5 5

Mots clés : flux de sève, xylème, embolie, conductivité thermique, variabilité spatiale, *Quercus petraea*, *Quercus robur*

Introduction

5 Axial water flow in the wood of temperate ring-porous species is restricted to the last or
few last annual rings (Longmann and Coutts 1974, Ellmore and Ewers 1986). Recent
studies have demonstrated that the large earlywood vessels of temperate *Quercus* species
are very susceptible to frost-induced embolism (Cochard and Tyree 1990, Cochard *et al.*
1992, Sperry and Sullivan 1992, Bréda *et al.* 1993b). Because these species do not possess
any mechanism to restore the functionality of their embolised vessels (root pressures),
we could conclude that, in regions where below freezing temperatures occur, axial water
10 transport in the sapwood of *Quercus* species relies solely in vessels of the current-year
ring.

To rely on such a small number of external vessels is highly precarious because vessels
are vulnerable to air embolism due to pathogen attacks, mechanical disruption, freezing
or water-stress induced cavitation (Tyree and Sperry 1989). Nevertheless, as other
15 species, oak trees can survive late spring frost. These observations seem to be
inconsistent with a one-ring-operating xylem. Although (cf Hagen-Poiseuille law,
Zimmermann 1983), the large earlywood vessels account for most of the hydraulic
conductivity of the xylem the numerous short and narrow latewood vessels and
tracheids, which remain functional for many years, may play a significant role when
20 the bigger vessels are dysfunctional (Zimmermann and Brown 1971, Zimmermann
1982, Gasson 1987). Preliminary experiments (Cochard and Tyree 1990) demonstrated
that small vessels and tracheids are able to maintain a good water transfer in the xylem
of small branches.

To obtain more informations about the functioning of *Quercus* xylem and the role of
25 minor vessels and tracheids, we studied axial water flow in *Quercus petraea* and
Quercus robur, two climatic species in Central Europe. Our objectives were (1) to
compare first different techniques used to measure sap transfer in tree stems, (2) to
determine the path of the transpiration stream in the sapwood and (3) to analyze the
perturbations induced by embolisation of earlywood vessels.

3 0 **Materials and methods**Site and plant material

The experiments were performed in a mixed oak stand (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl. and *Q. robur* L.), located in the Forêt Domaniale de Champenoux, France (48° 44' N, 6° 14' E, altitude: 237m). Stand density was 3644 stems ha⁻¹, mean height 15 m, mean and maximal diameter at breast height 8.6 and 17.5 cm, and age ranged from 30 to 40 years (see Bréda *et al.* 1993a for a detailed description of this stand). Most of the experiments were conducted on *Q. petraea* and some were repeated on *Q. robur*. At the end of each experiment, the studied trees were felled and the apparent sapwood depth, visually assessed based upon colouration in a transverse section.

Sap transfer techniques

Three independent techniques were used to analyze sap transfer through the trunks.

(1)- Water absorption. Sap flow was first estimated by measuring the absorption rate from a cut stem. A waterproof collar was sealed to the trunk at breast height, filled with distilled water filtered to 0.2 µm, and connected to a 30 l cylindrical reservoir with plastic tubing. All the sapwood was then exposed under water with a wood-chisel. The reservoir was designed so that the water in the collar was maintained at a constant level ("Mariotte system" shown on figure 1), the water flow from the reservoir to the collar thus equaling the water flow from the collar into the tree. This device allowed an estimation of the absorption rate with a precision of ± 5%.

(2)- Heat pulse velocity meters (HPV). Sap velocity was assessed with miniature HPV meters. A temperature sensing probe of approximately 1.5 mm diameter was made by mounting three 1-mm diam thermistors (type GB35J1, Fenwall Electronics Corporation, Mass., USA), at 5-mm intervals in an epoxy resin. A heater, consisting of a 15 mm long and 1.5 mm thick constantan coil, was inserted 13 mm below the thermistor probe. Heat pulses were provided every 30 min, and temperature of the thermistors recorded up to 8 min following heat-pulse. The delay in appearance of the peak value of temperature was used to calculate the heat pulse velocity as proposed by Cohen *et al.* (1981).

(3)-Radial sap flowmeters. These devices (described in detail by Granier 1985 and 1987) measure the integrated sap flux density (Fd, dm³.dm⁻².h⁻¹) along a radius in the sapwood. 1.1 or 2.1 cm long probes were used according to the experiments. Sap flow rate (dm³.h⁻¹) was calculated as the product of sap flux density (Fd) by the sapwood area at the measurement level.

We compared techniques (1) and (3) on a 11.1 cm diam *Q. petraea* trunk by placing a radial sap flowmeter 0.5 m above the collar of the Mariotte system. We used a 2.1 cm long probe to assess the sap flow in all the thickness of the apparent sapwood (1.8 cm). The experiment was run for one day. The second day the 'embolisation' experiment was

7 0 performed on this tree (see below). Techniques (2) and (3) were compared on a trunk of *Q. petraea* 13.7 cm diam (2.2 cm of apparent sapwood) where one flowmeter 2.1 cm long and a heat pulse velocity sensor were inserted at the same level. The concurrent measurements were recorded for a period of 8 days.

Sap pathways

7 5 Sap pathways in the sapwood were characterized qualitatively by dye perfusion and thermo-imaging and quantitatively by radial profiles of sap flow and heat pulse velocity.

(1)- Dye perfusion. "Mariotte systems" were adapted to four *Q. petraea* trunks (10 to 13 cm in diameter) as described above and a dye (Basic Fushine or Safranine O) was added to the water (5g.l^{-1}). After 6 to 24 hours of absorption, the trees were felled and cut into 0.5-m long segments. For each segment, the radial extension of the coloration was assessed visually.

(2)- Thermo-imaging. The principle of this technique is to assess with an infra-red camera the temperature profile along a heated wire in contact with a sapwood radial section. In the active zones of the xylem, the heat dissipated by the heated wire is transferred by convection due to the ascent of sap. The thermograms therefore show thermal peaks corresponding to active rings. Four trees (two *Quercus petraea* and two *Q. robur*) were carved (see figure 2) according to the method described by Anfodillo *et al.* (1992, 1993). Direct observation of a longitudinal surface about 25 cm height was possible.

8 5
9 0 A segment of 0.2-mm diam nichrome wire was placed along this section in a tiny horizontal cut near its base. This cut was filled with silicon grease to ensure contact of the wire to the surface throughout the section. The thermocamera (AGA 782 with a 20" field of view and 2 milliradian resolution, a 8-14 mm spectral response nitrogen cooled sensor, a 5" selected thermal range with 128 gray levels) was placed on a tripod at a distance of about 50 cm allowing a geometrical resolution of ± 1 mm. The measurements consisted of a heating and a cooling phase. When a thermal steady state was reached, the heater was turned off and the cooling phase began : the cooling was faster in most active tree rings once again displaying the path of sap flow. Continuous recording on a videotape was carried out throughout the experiment. At the end of the procedure, the xylem in which the wire had been inserted was cut off and tree ring thickness measured. Sapwood dimensions and the number of active rings were recorded from the digitized pictures.

(3)- Radial profiles. Sap flow profiles were obtained by using a set of three 1.1-cm long radial flowmeters inserted at different depths under the cambium of one *Q. petraea* trunk (11.9 cm diam and 1.9 cm of apparent sapwood) : 0 to 1.1 cm; 1.1 to 2.2 cm and 2.2 to 3.3 cm in the heartwood. The two deepest sensors were placed at the bottom of 8 mm diam holes

pre-drilled to limit heat transfer from the heated probes to the external wood. The flows were measured for eight successive days.

1 10 Heat pulse velocity profiles were obtained by placing the temperature probe just below the cambium, the three thermistors thus measuring the velocity 5, 10 and 15 mm below the cambium. A 13.7 cm diam *Q. petraea* trunk was measured for eight successive days.

Effect of vessel embolisation

We studied the effect of vessel embolisation on both the sap flow and the sap pathways.

1 15 The effect on the sap flow was assessed by adapting a Mariotte system and a radial flowmeter to a *Q. petraea* trunk. After the first day when the two techniques were compared (see above), the water in the collar was removed for 20 min exposing all the sapwood to the air. This was supposed to be long enough to remove all the sap from the large cut xylem vessels without inducing cavitation in the other conduits. After 20 min,
1 20 the water was added again.

To analyse effects of xylem cutting on radial profiles of xylem sap fluxes, following the comparative techniques study between the radial sap flowmeter and a heat pulse velocity sensor (see above), a reservoir was installed as described previously, with bark being removed on July 29, and water provided on July 30. On August 6, the sapwood was cut
1 25 under water with a wood-chisel to a depth of about 20mm, over the entire circumference of the tree. Effects of both bark removal and wood carving on sap fluxes were analysed separately.

The effect of vessel embolisation on the sap pathways in the wood was also assessed by thermo-imaging. After a thermogram was obtained on a trunk set up as described above,
1 30 the current-year annual ring was cut about 2 cm below the heated wire on both sides, and another thermogram was obtained by the same heating/cooling procedure.

Results

Comparison of techniques

1 3 5 **Figure 3** shows the time course of water absorption measured by a Mariotte system, and of sap flow estimated with a radial flowmeter. Cumulated fluxes between 09 30 and 18 00 h were 6.9 and 7.9 kg for absorption and flow measurements, respectively. The flowmeter overestimated total flow during the early morning and late afternoon, and underestimated it at midday. But the integrated agreement between the two methods was
1 4 0 relatively good.

Diurnal time courses of sap flow and of mean heat pulse velocity measured concurrently during three successive days showed a good correlation between the two techniques from the same stem ($HPV = 0.147 + 0.084 * \text{Sap Flow}$; $r^2 = 0.95$) (**figure 4**). As usually observed with HPV, values at night remained at 0.05 dm h^{-1} , which corresponds to the velocity of
1 4 5 conductive heat-flow in wet wood.

Sap pathways in the xylem

Results from dye colorations were similar in the four sampled trees and for both dyes. Between 30 and 60 cm above the absorption point, the whole sapwood was coloured but
1 5 0 higher in the trunk the coloration was restricted to the last external ring. Detailed examination revealed that only the narrow vessels and the tracheids were coloured in rings more than 1-year old.

Figure 5 shows a representative radial profile of sap flow measured during a sunny day. Of total flow, 80% was located in the external 1.1 cm layer of the sapwood (corresponding
1 5 5 to the first 5-6 annual rings), 13% in the 1.1 to 2.2 cm layer and 7% in the 2.2 to 3.3 cm one. A comparable flow distribution along the radius was measured by the HPV technique : 58% at -5 mm (second ring), 27% at -10 mm (fifth ring) and 15% at -15 mm (see figure 8, 29 July).

Figure 6 show a series of thermograms recorded on four oak trees numbered, trees Q1
1 6 0 and Q2 were one co-dominant and one dominant *Q. petraea*, and trees Q3 and Q4 were one intermediate and one dominant *Q. robur*. The warmest zone adjacent to the heater appeared as a white line , whereas gray and black zones indicated the cooler and coolest surface temperatures, respectively. During the heating phase, we observed that rapid heat dissipation, i.e., water transport, was restricted to the two last tree rings in Q1 (**figure 6-1-
1 6 5 a**), Q2 (**figure 6-2-a**) and Q3 (**figure 6-3-a**). Some significant differences in rates of dissipation were observed between the two sides of the trunk, indicating spatial heterogeneities in xylem sap fluxes in a given ring. Thermal peaks (white arrows) were higher in the left side in Q2 and Q3, in the right side in Q1. During the cooling phase, the conducting tree rings cooled quickly, whereas the other rings and the bark remained
1 7 0 warm for a long time (**figures 6-1-b, 6-2-b and 6-3-f**). The thickness of the conducting

sapwood was about 0.5 cm in all these trees (see **table 1**). Tree Q4 (**figures 6-4-a and 6-4-b**) displayed a slightly different behaviour : the most sapflow occurred in the outermost ring, although some xylem sap transport also occurred in the deeper rings.

175 Effect of embolisation on sap flow and sap pathways

Figure 7 shows concurrent time-courses of sap flow and water absorption when the xylem of a *Q. petraea* tree was temporarily exposed to air (arrows on the figure). During air exposure, the sap flow decreased rapidly but did not reach zero, probably because of the thermal inertia of the sapflow device. Ten minutes after the collar was refilled, both
180 sapflow and water absorption increased and stabilized at 1 kg h^{-1} , only slightly lower than the values recorded the previous day when the xylem vessels were still functioning (cf. figure 3). This is illustrated by the good correlation with Penman Evapotranspiration after air exposure (dashed line).

The radial profiles of water fluxes measured by HPV were modified when the reservoir
185 was filled (**figure 8**). During the first day (29 July), the radial profile of xylem fluxes was as expected, with a larger velocity in the outer 5 mm of sapwood. But during the second day (30 July), a decrease in the sap velocity in the outer layer and an increase in the inner one were observed, leading on the third day (31 July) to similar velocities at the three depths. This axial distribution of water flow was maintained the nine following
190 days. We attributed this phenomenon to an unintentional damage to the xylem caused by wounding some of the most external large vessels when we removed the bark, which were then accidentally air embolised.

After the current-year ring was cut, the thermal peaks became wider, revealing important changes in the path of sap fluxes (**figure 9**). In trees Q1, Q2 and Q3, the number
195 of conducting rings increased to 10 (**table 1**). An indentation on both sides in the thermal peaks below the wire (**figures 9-1-a, 9-2-a and 9-4-a**) corresponded to a light-coloured zone identified later as sapwood. The total velocity of sap under these conditions was strongly reduced as indicated by the finding that cooling of the heated sapwood took twice as long as in the previous experiments. During the cooling phase, the sap flux density profile
200 became constant along the radius (**figures 9-1-b, 9-2-b, 9-3-b and 9-4-b**).

Discussion

The methodological comparison of measuring the sap flow rate by using two kinds of internal heating of the trunk (heat pulse and continuously heated flowmeters) was our first objective. A few papers reported comparative studies of sap flow measurement devices where each technique has been calibrated with independent measure of transpiration (gravimetric measurement for Lassoie *et al.* 1977 or Swanson and Whitfield 1981, Cohen *et al.* 1981, water balance method for Granier 1987, Bréda *et al.* 1993a). There was good agreement between the different sap flow measurement methods, including the water absorption method. Radial flowmeters gave an accurate measurement of the total sap flow within the sapwood. The radial profile of sap flow can also be detected by means of short radial continuous heated probes. Nevertheless, the relationship between HPV and sap flow depends on the species (Cohen and Fuchs, 1989), and on the sapwood area of the tree stem (Sabatti *et al.* 1993). Therefore, the correlation observed in the present study is dependant on the specimen. Nevertheless, HPV meters were suitable to reveal a precise pattern of sap flux densities according to the depth in the xylem. Unfortunately, despite the small dimension of the HPV probe, it was not possible to measure one-ring-flow on the studied oaks, with narrow annual increment. Furthermore, this technique was not able to distinguish between earlywood and latewood sap flow.

Many studies have been conducted with dyes (Greenidge 1958, Holmes 1982). However dyes can only successfully describe the sap pathway in the wood if they are freely transported by the water stream, and if pressure gradients resemble those in intact plants. This is not the case for safranin and basic fuchsin. We think that these colourings are absorbed on the conduit's walls and can travel further up the stream only when all the fixation sites are saturated especially when using basic dyes that bind to walls. This is illustrated by the fact that, although 30 l of dye were absorbed by some of the trees, the coloration barely reached the minor branches in the canopy. One meter above the absorption point only the most external ring was coloured because the flow velocity in the large earlywood vessels was higher than in the minor vessels and the tracheids of the remaining rings. Our observation that only the minor vessels and the tracheids were coloured in the deeper rings confirmed that the earlywood vessels were functional only in the current-year ring. Results from the sap flow and heat pulse velocity profiles (quantitative analysis) and the thermograms (qualitative approach) were consistent with these conclusions. Sap flow was more important in the external rings (0.5 cm below the cambium, e.g. 2nd tree ring) than in the deeper layers of the wood where 20 to 30% of the total flow was measured. This result is consistent with the observations of Cermak *et al.* (1992), showing a sharp decrease of sap velocity from 50% to 5% within three to nine growth rings in a *Quercus* having 20 rings of visible sapwood. They emphasized that

240 some of the large earlywood vessels continue to function for several years in this oak
growing under a relative mild climate. As we observed in the thermogram of one
dominant *Quercus robur* (Q4), the ability to maintain a significant sap flow in older
rings could also indicate an individual behaviour, some trees being less sensitive to
frost-induced embolism. Because the probes were in contact with more than one ring, and
245 because of passive heat dissipations from surrounding rings, we couldn't measure sap
flow in the first ring alone with these techniques. Nevertheless, we found that a
significant flow occurred in the deeper layers of the sapwood. More than one ring
contributed to the sap flow in the xylem of these *Quercus* trunks.

250 Using the infra-red technique, we often observed a great difference in the water transport
between the two sides of a stem. Several papers (Swanson 1967, Lassoie *et al.* 1977) have
reported that velocity of sap changed according to the azimuth in the trunk, but that real
differences in velocities may be confounded by the variability inherent in the HPV
technique. Our results (Anfodillo *et al.* 1992, 1993) suggest a variable pattern of sap
255 transfer. Cermak *et al.* (1992) reported different behaviour in water transfer between
young and older pedunculate oaks. Using a dye technique injection, they also measured
highly asymmetrical radial profile of flow velocity in a tall tree, but on a small one the
variability around the trunk was less. This could be due to the asymmetrical shapes of
the crown and root system and to the variable conditions around the trees (as competition
260 for light, water and mineral elements, etc...), determining an irregular thickness of
tree rings along the section of the tree. Another hypothesis could be an artifact induced by
a slightly non symmetrical carving of the stem.

When the xylem of the trunks were exposed to the air, sap was completely withdraw from
265 all the cut conduits because the capillary forces these conduits can sustain are too small to
maintain water in the lumen. Because tracheids and latewood vessels are far shorter
than earlywood vessels, many of them will be intact, but close to the cut, and will supply
water to the entire network of smaller conduits when water is added again into the collar.
Cermak and Kucera (1993) reported experiments in which the conductive xylem of
270 broadleaved species (including *Quercus petraea*) was subjected to artificial cavitation
processes (stem cut-off). The xylem water flow rate, recorded using the tree-trunk heat
balance with sufficiently high resolution, decreased rapidly (into a few minutes) : this
may reflect the large vessels emptying. The decrease in external HPV as a consequence
of xylem wounding that we observed is consistent with the results of Borghetti *et al.* (1993)
275 showing a high correlation between sap velocity and ultrasound acoustic emissions
recorded on a severe water stress stem of *Quercus pubescens*. Two important
observations were provided by our experiments. (1) The whole sap transfer through the
trunk was only slightly reduced by embolisation. When steady state is reached, sap flow

280 through the trunk equals evaporation from the leaves. Therefore, in these experiments,
the evaporation rate was only slightly changed after embolisation, e.g., the hydraulic
conductance in the whole root-leaf sap pathway was little modified. The main
resistances to water flow in the above-ground parts of *Quercus* species are located in the
leaf blades (Tyree *et al.* 1993), the trunk resistance being very low. A combination of
these two factors may explain the constancy of flow after embolisation. (2) The sap flow
285 in the inner rings was significantly increased after embolisation, whereas it was
decreased in the outermost ones. The sum of all the rings of the sapwood then seemed to
transfer water at the same rate. This is explained by the fact that before embolisation the
resistance to water flow was much lower in the first ring (because of the functionality of
the earlywood vessels) whereas after embolisation the resistances of all the rings were
290 similar. This is clearly shown by the model of Canny (1991) which takes into account
vessel elements of different sizes and the percolation simulation recently developed
(Cochard, unpublished).

We conclude that, under normal condition, most sap flow occurs in the outermost annual
295 ring where the large earlywood vessels are functional. Flow also occurs in the inner
rings but to a lesser extent. If, because of pathogens attacks, frost- or drought-induced
embolism or mechanical damage, the functionality of the earlywood vessels is disrupted,
inner rings become activated and the overall efficiency of the xylem only slightly
affected. In 1983, Zimmermann introduced the "efficiency *vs* safety" dilemma stating
300 that xylem based on large conduits are more efficient for water conduction but are more
vulnerable to damage than smaller vessels. The structure and function of the xylem in
Quercus trunks provides an illustration of this dilemma. The large earlywood vessels
assure the efficiency of the xylem, but because of their high vulnerability to frost-induced
embolism, they only can function for one year. The small vessels and the tracheids are
305 the 'safety' component of the xylem. Their role is minor when conditions are favourable,
but it is critical when large vessels become embolised.

References

- 3 1 0 Anfodillo T., Sabatti M., Sigalotti G.B., Valentini R., 1992. An application of infrared thermal images to monitor water transport in plants. Proc. Workshop on Advanced Infrared Technology and Applications. Firenze, 13-14 April 1992. Fondazione "G. Ronchi" - I.R.O.E.FI. (in press)
- 3 1 5 Anfodillo T., Sigalotti G.B., Tomasi M., Semenzato P., Valentini R., 1993. Applications of a thermal imaging in the study of the ascent of sap in woody species. Plant, Cell. Environ., 16, 997-1001.
- Borghetti M., De Angelis P, Raschi A., Scarascia Mungnozza G.E., Tognetti R., Valentini R., 1993. Relations between sap velocity and cavitation in broad-leaved trees. In : "Water transport in plants under climatic stress." Borghetti M., Grace J., Raschi A. eds, Cambridge University Press, 114-128.
- 3 2 0 Bréda N, Cochard H., Dreyer E. and Granier A., 1993a. Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought. Can. J. For. Res., 23, 1136-1143.
- 3 2 5 Bréda N, Cochard H., Dreyer E. and Granier A., 1993b. Field comparison of transpiration, stomatal conductance and vulnerability to cavitation of *Quercus petraea* and *Quercus robur* under water stress. Ann. Sci. For., 50, in press.
- Canny M.J., 1991. The xylem wedge as a functional unit - speculations on the consequences of flow in leaky tubes. New Phytol., 118, 367-374.
- 3 3 0 Cermak J., Cienciala E., Kucera J. and Hallgren J.E., 1992. Radial velocity profiles of water flow in trunks of Norway spruce and oak and the response of spruce to severing. Tree physiol., 10, 367-380.
- Cermak J., Kucera J., 1993. Extremely fast changes of xylem water flow rate in tall trees caused by atmospheric, soil and mechanic factors. In : "Water transport in plants under climatic stress." Borghetti M., Grace J., Raschi A. eds, Cambridge University Press, 181-190.
- 3 3 5 Cochard H., Bréda N., Granier A., Aussenac G., 1992. Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.). Ann. Sci. For., 49, 225-233.
- 3 4 0 Cochard H., Tyree M.T., 1990. Xylem dysfunction in *Quercus* : vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. Tree physiology, 6, 393-407.
- Cohen Y., Fuchs M., 1989. Problems in calibrating the heat pulse method for measuring sap flow in the stem of trees and herbaceous plants. Agronomie, 9, 321-325.
- Cohen Y., Fuchs M. and Green G.C., 1981. Improvement of the heat pulse method for determining sap flow in trees. Plant, Cell Environ., 4, 391-397.

- 3 4 5 Ellmore G.S., Ewers F.W., 1986. Fluid flow in the outermost xylem increment of a ring-porous tree, *Ulmus americana*. *Amer J. Bot.*, 73, 1771-1774.
- Gasson P., 1987. Some implications of anatomical variations in the wood of Pedunculate oak (*Quercus robur* L.) including comparisons with common Beech (*Fagus sylvatica* L.) *IAWA Bulletin*, 8, 149-166.
- 3 5 0 Granier A., 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.* 42 (2), 193-200.
- Granier A., 1987. Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.* 3, 309-320.
- Greenidge K.N.H., 1958. A note on the rates of upward travel of moisture in trees under differing experimental conditions. *Can. J. Bot.*, 36, 357-361.
- 3 5 5 Holmes F.W., 1982. Distribution of dye in Elms after trunk or root injection. *Journal of Arboriculture*, 8, 250-252.
- Lassoie J.P., Scott D.R.M.E., Frittschen L.J., 1977. Transpiration studies in douglas-fir using the heat pulse technique. *For. Sci.*, 23, 377-390.
- 3 6 0 Longmann K.A., Coutts M.P., 1974. Physiology of the oak tree. In : *The british oak : its history, and natural history*. Morris, Perring eds., 194-221.
- Sabatti M., Scarascia Mugnozza G.E., Valentini R, Del Lungo A., 1993. Water relation and atr transport in coppice *vs.* single stem *Quercus cerris* L. trees. In : "Water transport in plants under climatic stress." Borghetti M., Grace J., Raschi A. eds, Cambridge University Press, 191-204.
- 3 6 5 Sperry J.S., Sullivan J.E.M., 1992. Xylem embolism in response to freeze-thaw cycles and water stress in ring-porous, diffuse porous, and conifer species. *Plant Physiol.*, 100, 605-613.
- Swanson R.H., 1967. Seasonal course of transpiration of logepole pine and Englmann spruce. *Proc. Int. Symp. on Forest Hydrol.* Penn. State Univ., Oxford Pergamon Press, 417-432.
- 3 7 0 Swanson R.H., Whitfield D.W., 1981. A numerical analysis of heat pulse velocity theory practice. *J. Exp. Bot.*, 32, 221-239.
- Tyree M.T., Sinclair B., Lu P., Granier A., 1993. Whole shoot hydraulic resistance in *Quercus* species measured with a new high-pressure flowmeter. *Ann. Sci. For.*, 50, 417-423.
- 3 7 5 Tyree M.T., Sperry J.S., 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Ann. Rev. Plant Phys. Mol. Bio.*, 40, 19-38.
- Zimmermann M.H., 1982. Functional xylem anatomy of angiosperm trees. In *New Perspectives in Wood Anatomy*, Baas ed., Nijhoff Pub., 59-70.
- 3 8 0 Zimmermann M.H., 1983. *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, New York / Heidelberg / Berlin / Tokyo.

Zimmermann M.H., Brown C.L., 1971. *Trees : structure and function*. Springer, New York / Heidelberg / Berlin.

385 **Figure captions**

- 390 **Figure 1** : Schematic representation of the water flow device. Water flows from the closed tank (c) to the collar (a) *via* tube (b). A tube (d) opened at both ends allows air entry into the tank. The water pressure in the tank is at equilibrium with the atmospheric pressure at the bottom of (d), where air enters into the tank (horizontal line). The water level into the collar will be maintained at this reference level. Change in water content in the tank thus equals absorption from the collar.
- Figure 2** : Scheme of the trunk preparation for the infra-red observations.
- 395 **Figure 3** : Comparison of time courses of sap flow (line) computed from flowmeters inserted into the trunk and of water absorption (triangles) from a reservoir during a bright day on a 13.7 cm diameter sessile oak.
- Figure 4** : Compared diurnal time-course of sap flow measurements (solid line) and mean heat-pulse velocity HPV (dotted line), calculated as the average of HPV at the 3 depths in the trunk of a sessile oak. Results from 3 successive days (29 - 31 July) are presented.
- 400 **Figure 5** : Diurnal time-course of sap flow measured using 3 radial sensors inserted at increasing depths (0 to 11 mm, bold line ; 11 to 22 mm, line ; 22 to 33 mm : dotted line) inside the sapwood of a 11.9 cm diameter sessile oak (19 mm total apparent sapwood)
- 405 **Figure 6**: Infra-red picture of four oaks ; the left pictures were taking during the heating phase, the right ones during the cooling phase.
- 6-1 a-b : Q1 (*Quercus petraea*) a : the arrow shows the thermal peak on the right part of the stem after 5 minutes the heater is turn on (13:00) ; b : after 1 minute the heater is turn off
- 410 6-2 a-b : Q2 (*Quercus petraea*) a : after 3 minutes the heater is turn on (16:00) ; b : after 1 minute the heater is turn off. The white arrow shows that the outer rings cools first
- 6-3 a-b : Q3 (*Quercus robur*) a : after 2 minutes the heater is turn on (14:00) ; b : after 415 1 minute the heater is turn off
- 6-4 a-b : Q4 (*Quercus robur*) a : after 3 minutes the heater is turn on (12:00). The black arrow shows the indentation corresponding to the most active tree rings; b : after 1 minute the heater is turn off. The white arrow shows that the outer rings cools down first.
- 420 **Figure 7** : Compared diurnal time-courses of sap flow (solid line) and water absorption (triangles) before and after a 20 min exposure of the xylem to air. The arrows show the period of exposure to air. The dotted line is Penman Evapotranspiration (PET).

4 2 5 **Figure 8** : Diurnal time-courses of heat pulse velocity at 3 different depths (-5 mm, bold line ; -10 mm, line ; -15 mm, dotted line) in the sapwood of a *Q. petraea* tree during three successive days (29 - 31 July). 29 July : normal profile ; 30-31 July : modifications induced by bark removal and installation of a water reservoir (indicated by arrows).

4 3 0 **Figure 9** : Infra-red picture of four oaks after cutting the external annual ring ; the left pictures were taking during the heating phase, the right ones during the cooling phase.

9-1 a-b : Q1 (*Quercus petraea*) c : after 2 minutes the heater is turn on (14:00). The white line shows the thickness of the sapwood. d : after 5 minutes the heater is turn off.

4 3 5 9-2 a-b : Q2 (*Quercus petraea*) c : after 4 minutes the heater is turn on (17:00); d : after 2 minutes the heater is turn off.

9-3 a-b : Q3 (*Quercus robur*) c : after 5 minutes the heater is turn on (17:00) ; d: after 5 minutes the heater is turn off.

4 4 0 9-4 a-b : Q4 (*Quercus robur*) c : after 3 minutes the heater is turn on (14:00) ; d : after 1 minute the heater is turn off.

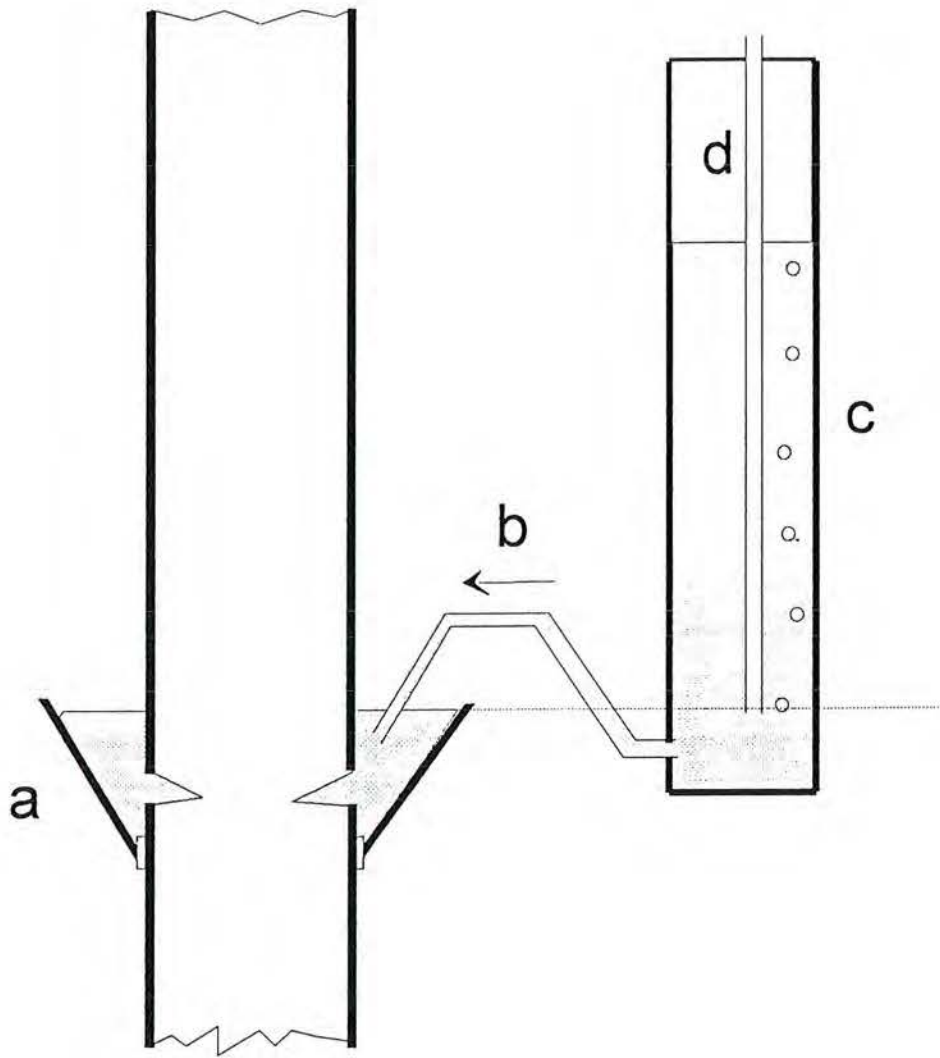
Tables

445

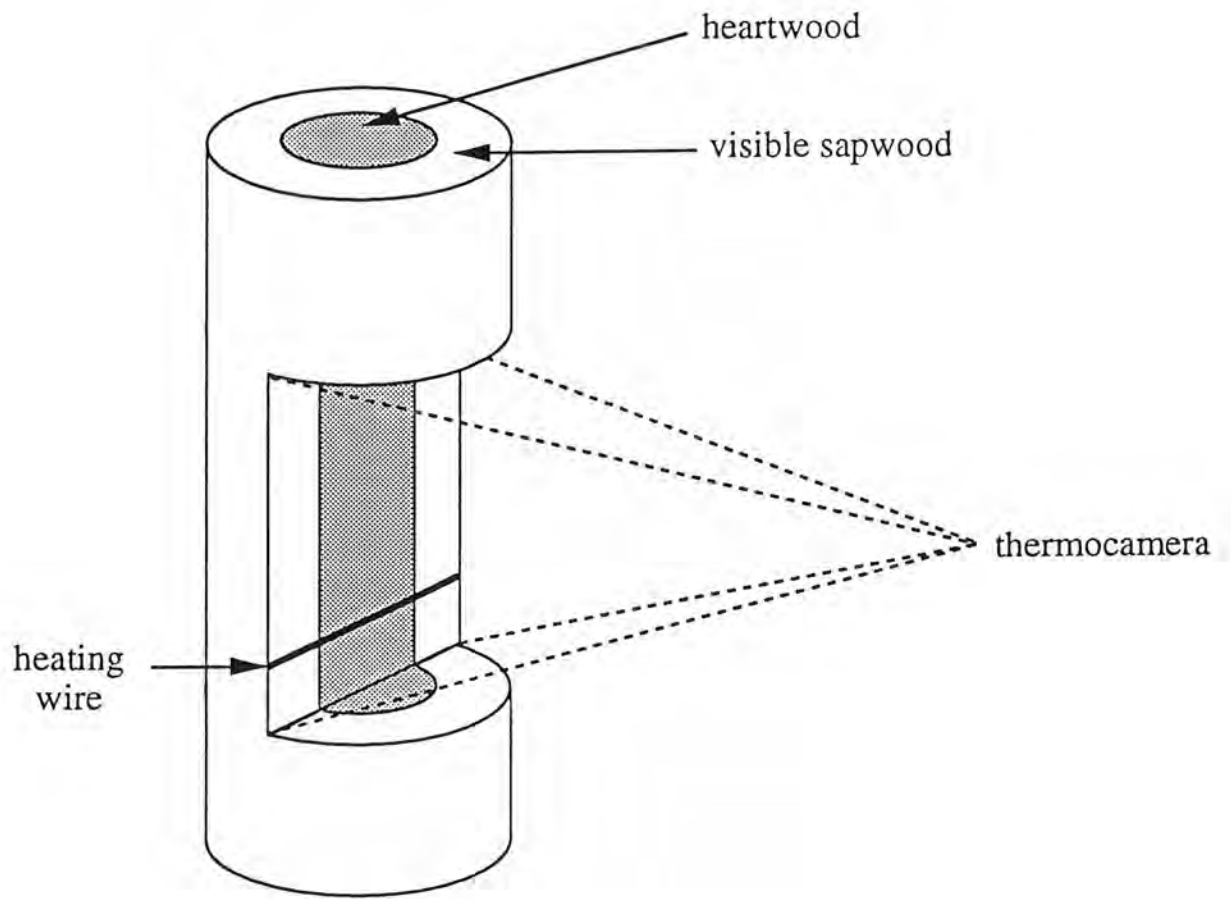
Table 1. Dimensions of active sapwood and number of active year-rings in the trunk of four oak trees as determined with an infra-red imaging. Values before and after a 3 mm cut in the external ring 2 cm below the measurement area are reported.

Tree	Diam. (cm)	Age	Sapwood depth (cm)				Active tree rings			
			before cutting		after cutting		before cutting		after cutting	
			<i>Left</i>	<i>Right</i>	<i>Left</i>	<i>Right</i>	<i>Left</i>	<i>Right</i>	<i>Left</i>	<i>Right</i>
Q1 <i>petraea</i>	12.1	?	≈0	0.5	≈0	2	-	2 (1)	-	10
Q2 <i>petraea</i>	15.7	?	0.6	-?	2.1	-	2	-	9	-
Q3 <i>robur</i>	10.9	32	0.5	0.5	1.8	1.5	2	2	10	9
Q4 <i>robur</i>	17.6	34	1.3	2.3	1.6	2.3	6	7	7	7

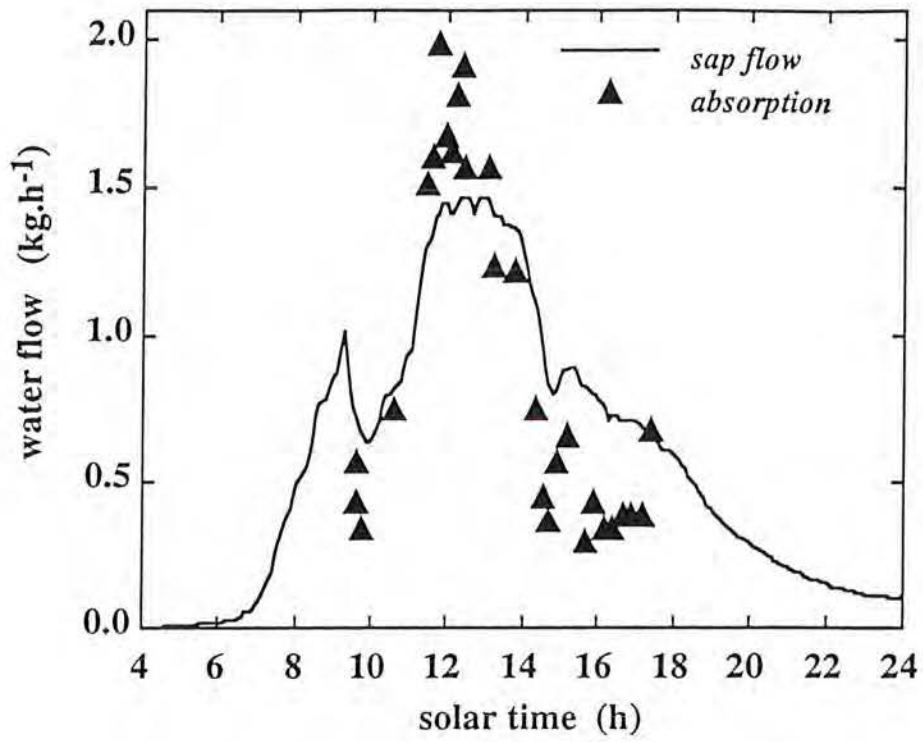
450



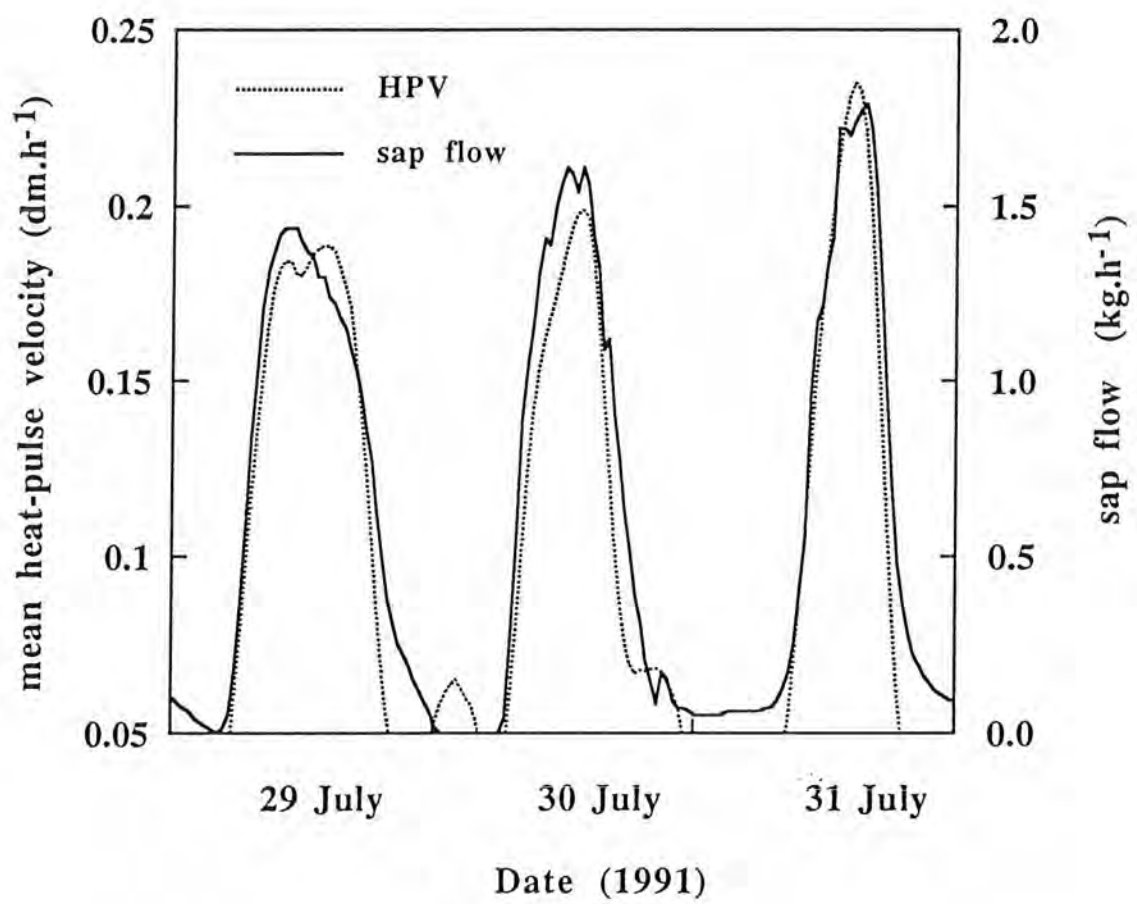
Granier et al., Figure 1



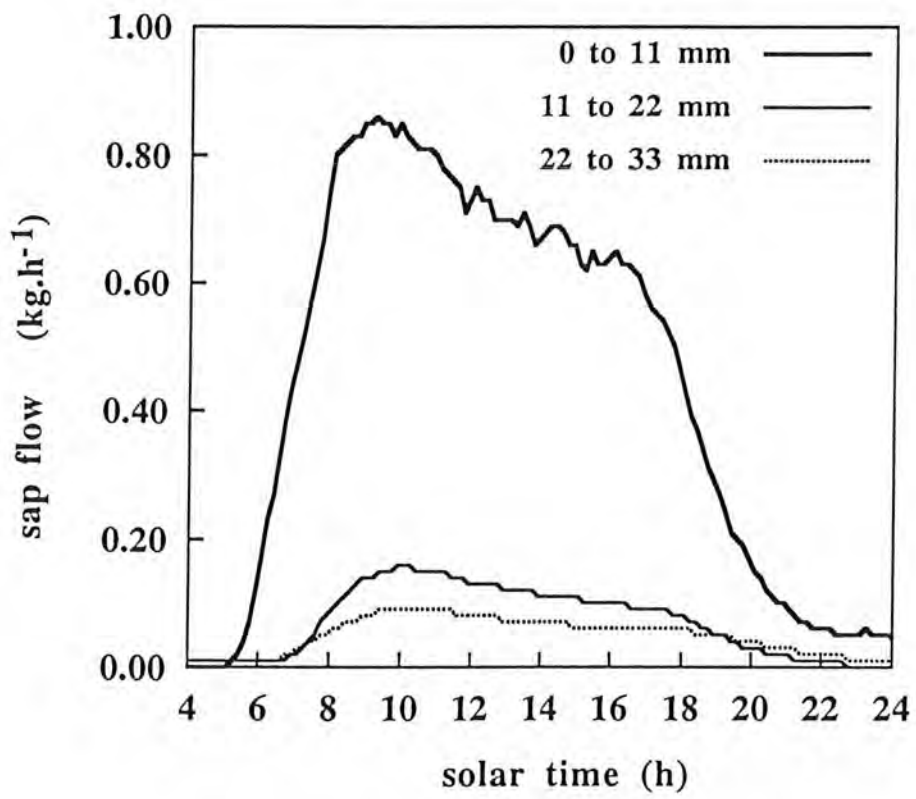
Granier *et al.*, Figure 2



Granier *et al.*, Figure 3

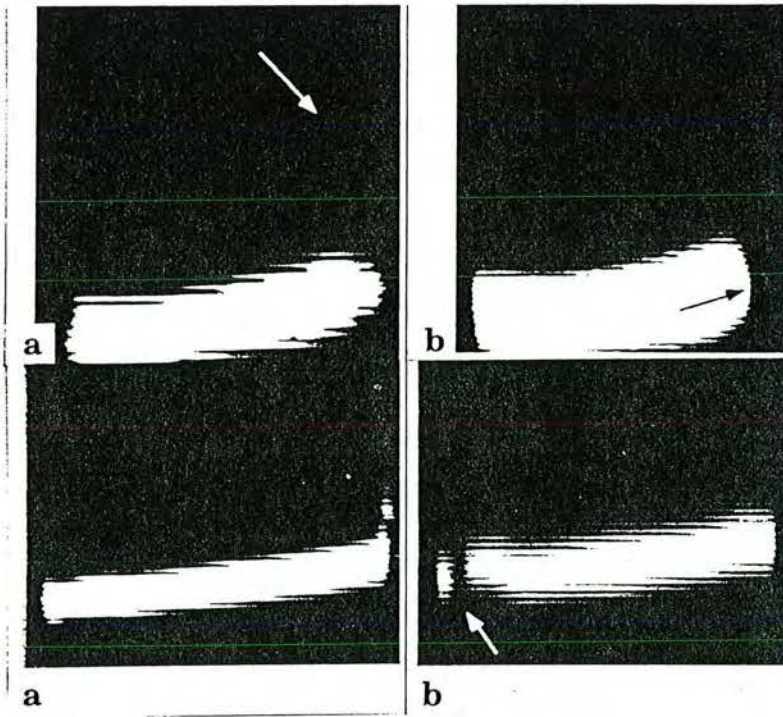


Granier *et al.*, Figure 4

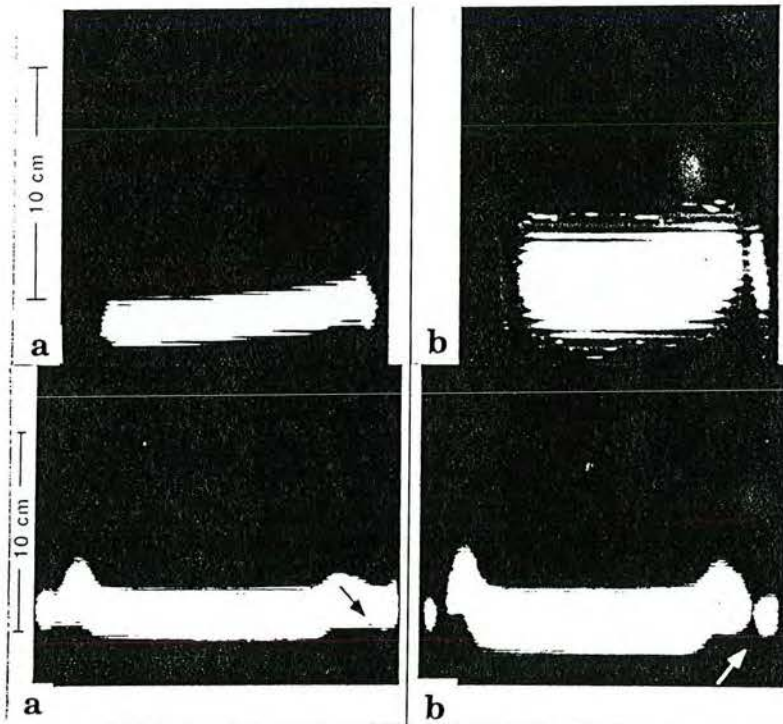


Granier *et al.*, Figure 5

6.1

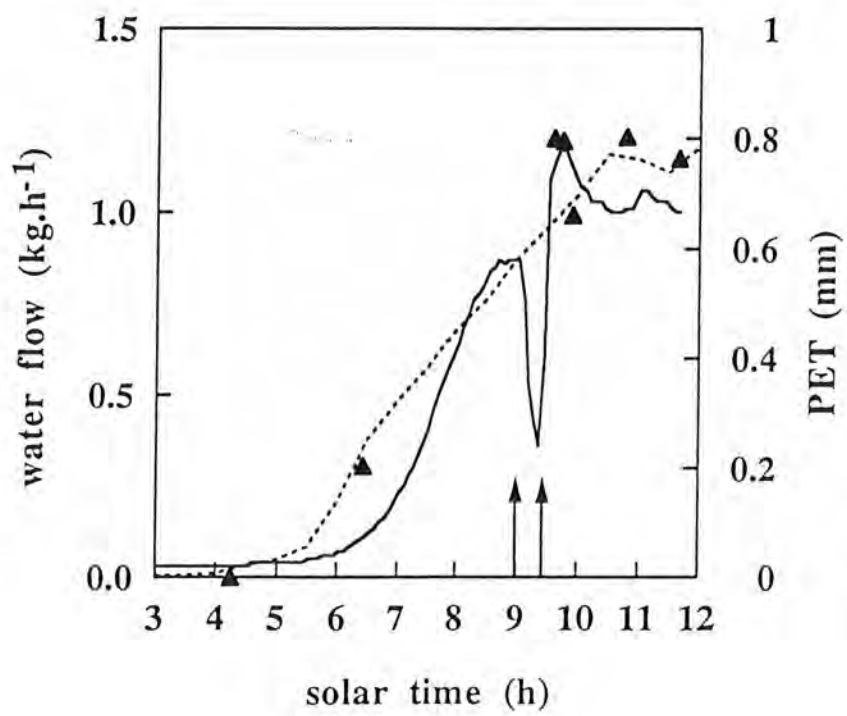


6.3

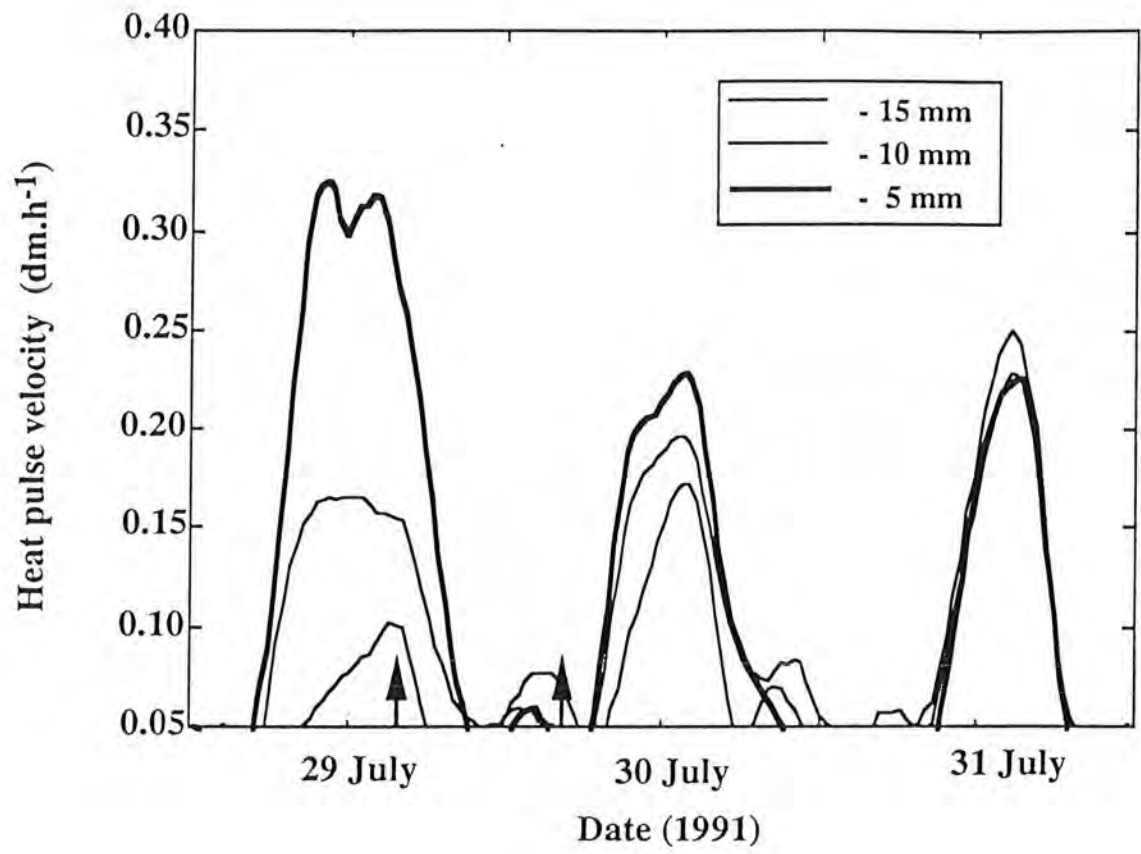


Gronier et al., 1984

Figure 6

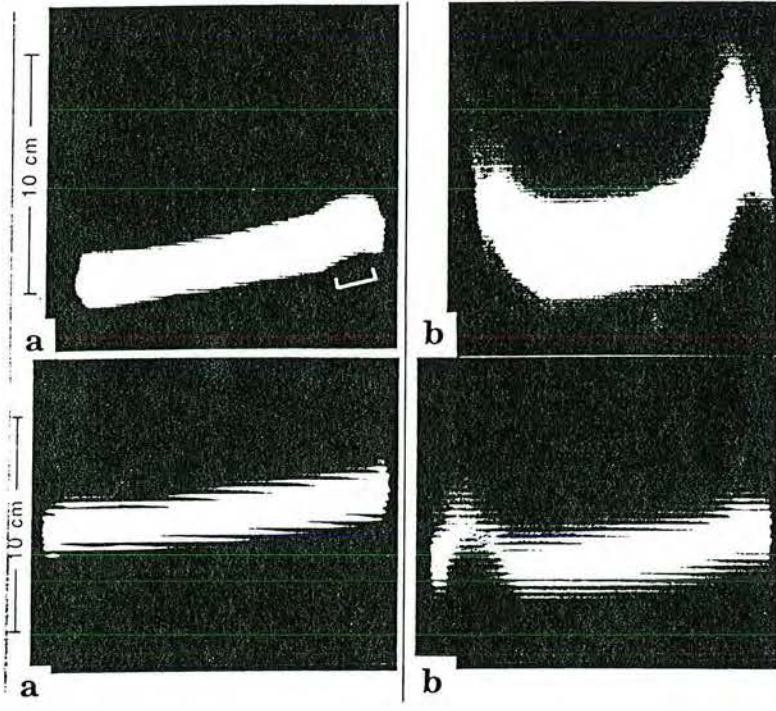


Granier *et al.*, Figure 7

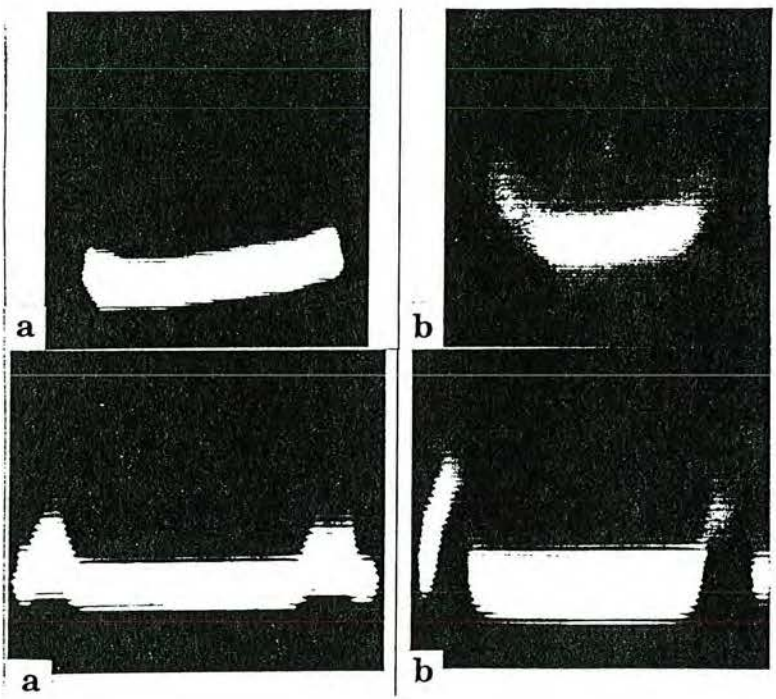


Granier *et al.*, Figure 8

9.1



9.2



9.3

9.4

Gronier et al., 1994

Figure 9.

Publication 6

Vulnerability to air embolism of three European oak species
(*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Q. pubescens* Willd., *Q. robur* L.).

Cochard H., Bréda N., Granier A., Aussenac G.

Ann. Sci. For., 1992, 49 : 225-233.

Vulnerability to air embolism of three European oak species (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L)

H Cochard *, N Bréda, A Granier, G Aussenac

Laboratoire d'Écophysiologie Forestière, Station de Sylviculture et Production
INRA, Centre de Nancy, F-54280 Champenoux, France

(Received 14 October 1991; accepted 14 January 1992)

Summary — The vulnerability to water-stress induced cavitation and the petiole leaf specific conductivity (LSC) have been studied on excised branches of *Quercus petraea*, *Q pubescens*, *Q robur* and *Q rubra*. Seasonal evolution of xylem embolism in the petioles and twigs of mature *Q petraea* has been followed together with increasing soil water deficit. Field experiments showed that *Q petraea* suffered from embolism damage in both petioles and twigs after heavy drought. Large differences in terms of vulnerability to cavitation and LSC have been found between species. *Q pubescens* presented the highest LSC and the lowest vulnerability together with *Q petraea*. *Q robur* was found to be more vulnerable than *Q petraea* although with comparable LSC. *Q rubra* was the most vulnerable species and exhibited the lowest LSC. It was concluded that these species could be classified according to how their hydraulic mechanism is conceived to resist cavitation events: *Q pubescens* was the most resistant followed in order by *Q petraea*, *Q robur*, and *Q rubra*. Results are discussed in terms of plant segmentation and drought resistance.

Quercus spp = oaks / xylem cavitation / hydraulic architecture / hydraulic conductivity / drought resistance

Résumé — Vulnérabilité à l'embolie de trois espèces de chênes européens (*Quercus petraea* (Matt) Liebl, *Q pubescens* Willd, *Q robur* L). La vulnérabilité à la cavitation induite par stress hydrique et la conductivité spécifique foliaire (LSC) ont été étudiées sur des branches excisées de *Q petraea*, *Q pubescens*, *Q robur* et *Q rubra*. L'évolution saisonnière de l'embolie xylémienne des pétioles et des tiges de *Q petraea* adultes a été suivie au cours de l'établissement d'une sécheresse édaphique. L'expérimentation en conditions naturelles a montré que l'on pouvait induire de l'embolie dans les pétioles et les tiges de *Q petraea* après une sécheresse. De grandes différences en terme de vulnérabilité à la cavitation et de LSC ont été trouvées entre les espèces. *Q pubescens* présente la plus grande LSC et, avec *Q petraea*, la plus faible vulnérabilité, *Q robur* est plus vulnérable que *Q petraea* bien que sa LSC soit comparable. *Q rubra* est l'espèce la plus vulnérable et celle qui montre la plus faible LSC. A la suite de ces résultats nous arrivons à la conclusion que ces espèces peuvent être classées selon leur résistance à la cavitation: *Q pubescens* est le plus résistant suivi

* Correspondence and reprints.

dans l'ordre par *Q. petraea*, *Q. robur* et *Q. rubra*. Ces résultats sont discutés en termes de segmentation de l'appareil conducteur et de résistance à la sécheresse.

Quercus spp = chênes / embolie / cavitation / architecture hydraulique / conductivité hydraulique / résistance à la sécheresse

INTRODUCTION

After the exceptional drought that occurred in France in 1976, significant dieback symptoms were noticed in mid European oak trees. Preliminary observations showed that, in mixed stands, only one species, *Quercus robur*, was declining (Becker and Lévy, 1982) whereas the closely related species *Q. petraea* was more drought-resistant. Another related species, *Q. pubescens*, is mostly found in Southern Europe where severe drought develops every summer. The subgenus *Lepidobalanus* section *robur* (Krüssmann, 1978), which includes all the above species, thus exhibits very different responses to water stress. Since 1976, a number of ecological studies have been undertaken to determine the mechanisms of this drought related dieback (eg Guillaumin *et al*, 1983; Dreyer *et al*, 1990; Vivin *et al*, unpublished data), but no striking differences have yet been found between *Q. robur* and *Q. petraea* that could explain their ability to support or not support water stress.

The vulnerability of the xylem to cavitation and air embolism has been examined in a number of recent studies (eg Tyree and Sperry, 1989; Sperry and Tyree, 1991). Large differences in susceptibility to cavitation and hydraulic architecture have been found between species. In most of these species, embolism was likely to develop during severe drought. The main consequence of embolism formation in the conducting tissue is an increase of resistance to water flow along the sap pathway.

The water relations of the whole tree might thus be seriously affected and crown desiccation be predictable. The vulnerability of the European oak species to cavitation is undocumented and the possible implication of xylem dysfunctions due to air embolism in oak decline is a feasible hypothesis.

In order to investigate this hypothesis we compared the susceptibility to drought-induced air embolism and the hydraulic properties of *Q. petraea*, *Q. pubescens* and *Q. robur*. Vulnerability curves (VC), the relations between water potential and the extent of embolism in the xylem, were obtained by drying out excised branches using 2 different techniques. We also compared these laboratory experiments with the natural development of embolism in mature *Q. petraea* trees submitted to artificial water shortage.

MATERIALS AND METHODS

Vulnerability curves

For each species, VCs were obtained from 2–4-year-old branches excised from mature trees growing on open areas at the INRA station, near Nancy, eastern France. *Q. robur* and *Q. petraea* were 2 native trees, and *Q. pubescens* was a planted specimen originating from southern France. Some experiments were also conducted on a planted *Q. rubra*. Branches were collected in the morning with pruning on the southern part of the trees, they were then recut under water and rehydrated for about 1 hour. Two methods were used to induce embolism in the xylem:

– for each species, several branches were first dehydrated using the traditional method by drying them on a laboratory bench over a variable period of time. Increasingly stressed branches were thus obtained, with water potentials ranging from -2 to -5 MPa;

– other branches excised from the same trees were enclosed in a large pressure chamber, pressurized to 2–4 MPa until the pressure equilibria of the samples were obtained. At this point the pressure was slowly released down to atmospheric pressure. With both techniques the branches were then kept overnight in a plastic bag in order to induce pressure equilibrium and air diffusion into the cavitated vessels. Before cutting segments for embolism measurement, samples were soaked under water for at least half an hour in order to release xylem tension.

Embolism was estimated *via* its effect on loss of hydraulic conductivity (Sperry *et al.*, 1988). Embolism was evaluated in the terminal part of the current-year twigs and in the petioles. Embolism of the samples dehydrated in the pressure chamber was analyzed only in the petioles. On each branch, usually 15 samples (8 leaves and 7 twigs) 2–3 cm long were cut under water with a razor blade. When the petioles were less than 2 cm long, the leaf blades were detached, the samples thus containing part of the mid rib. Hydraulic conductivity was measured by perfusing samples with a 65-cm head of degassed distilled water containing 0.1% of HCl (pH = 2). Conductivity was restored by repeated flushes of perfusion solution pressurized to 0.1 MPa. A 20-min flush was usually sufficient to fully resaturate the samples, but a second flush was performed to confirm the previous value and to detect any plugging of the xylem during the flush. The leaf area was measured for *Q. petraea* and *Q. robur*, and occasionally for *Q. pubescens* and *Q. rubra*.

Natural development of embolism

Field experiments have been conducted in a 30-year old stand of *Quercus petraea* in the forest of Champenoux near Nancy, eastern France. Average height of the stand was 15 m in 1990 and estimated leaf area index 6 (Breda *et al.*, 1992). Two representative plots of 4 trees each were selected for measurements. One of the

plots was maintained in a well hydrated condition by successive irrigation throughout the summer. The second was submitted to a water shortage by digging a 1.2-m deep ditch around the plot and covering it with a watertight roof. In both plots, a 15-m scaffolding enabled direct sampling from the crown of the trees. Air temperature at the crown level was measured continuously with a platinum probe. On a weekly basis, midday leaf water potential of all the trees of the 2 treatments was measured with a pressure chamber. All the measurements were performed on sunny days. From the beginning of June 1990 to late December 1990, 1–3-year-old branches were periodically cut from the crown of the same trees with pruning shears. One-year-old branches were immersed in water before cutting. Preliminary observations showed that no significant embolism was induced in the petioles and in the apical parts of the twigs by cutting the samples in this manner. Samples cut early in the morning were brought to the laboratory in air-tight bags and allowed 0.5 h to rehydrate, soaked under water before measurements were taken. On each branch, embolism was measured in 10 randomly chosen leaves, and in all the terminal parts of the current year twigs (1–10 samples; average 5). Embolism was measured as described for vulnerability curves. A VC was also established on the petioles of a control tree by means of the pressure chamber dehydration technique.

RESULTS

Vulnerability curves

Within-tree (twigs *versus* petioles) variations of vulnerability to embolism are shown in figure 1 for the 3 studied oak species. We have also replotted on the same graph data obtained on *Q. rubra* by Cochard and Tyree (1990). Although VCs of petioles and twigs were similar, at low water potentials embolism was significantly more developed in the petioles than in the twigs. In figure 2 we plotted, on the same graph, the VCs of the 4 species for both

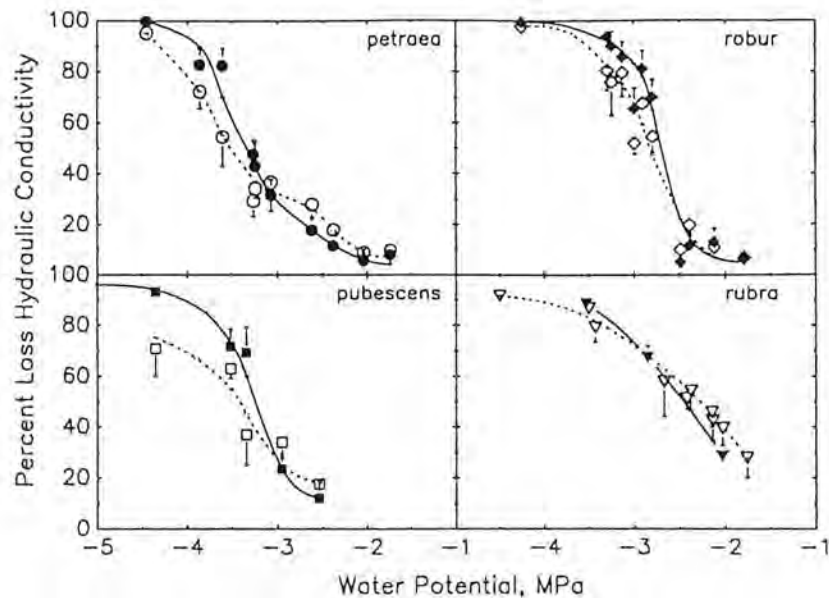


Fig 1. Vulnerability to cavitation of petioles (closed symbols) compared to 1-year-old twigs (open symbols) of 4 species of oak. Excised branches were dried out on a laboratory bench. The x-axis is the minimum water potential reached by each branch. Embolism was estimated *via* its effect on hydraulic conductivity. Errors bars are 95% confidence intervals ($n = 7-10$).

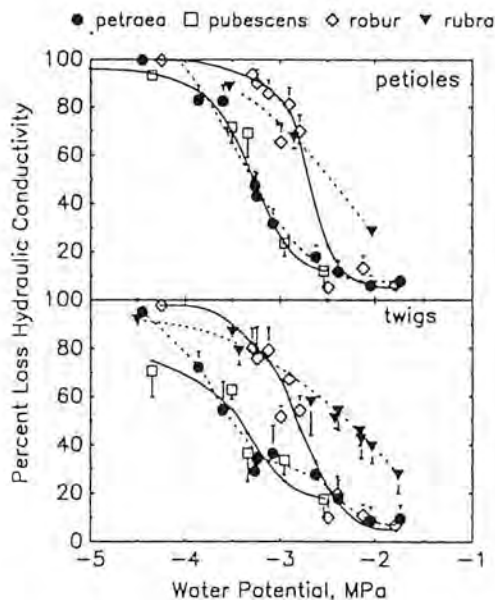


Fig 2. Between species variations of petioles (upper) and twigs (lower) vulnerability to cavitation. Same data as in figure 1. Closed circles : *Q. petraea*, open squares : *Q. pubescens*, open diamonds : *Q. robur*, closed inverted triangles : *Q. rubra*.

petioles and twigs. Significant differences were found between species. *Q. rubra* was the most vulnerable species: embolism developed when water potential was less than -1.5 MPa and 50% loss of conductivity was noted for potentials around -2.4 MPa. The 3 European species exhibited a similar water potential threshold needed to induce significant loss of hydraulic conductivity (around -2.5 MPa) but the development of embolism was much greater in *Q. robur* than in the 2 other species. We noted 50% loss of conductivity at a water potential around -2.7 MPa for *Q. robur* as compared to -3.3 MPa for the 2 other species. VCs of *Q. petraea* and *Q. pubescens* were similar.

The comparison of VCs of petioles showed that the 2 methods used to dehydrate samples (air *versus* pressure chamber) were not significantly different (fig 3). This also pertained to *Q. rubra* although the

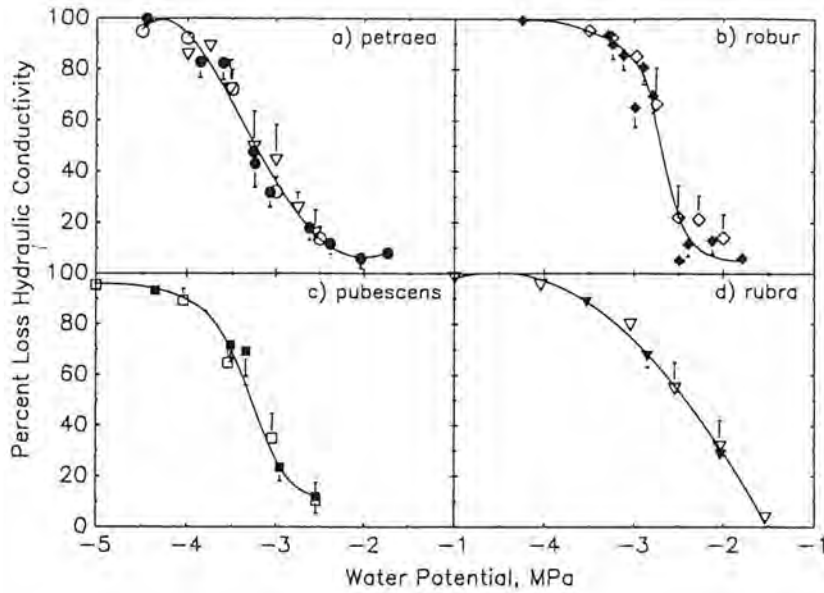


Fig 3. Vulnerability curves obtained on petioles by air (closed symbols) compared to pressure chamber (open symbols) dehydration (see text for details). Experiments were conducted on the same tree for each species except for *Q rubra* where air-dried branches were collected from trees native to Northeastern America, and a pressure-chamber dehydrated branch from a planted tree in Eastern France. In figure 3a the vulnerability curve of a tree from the forest stand of Champenoux is also plotted (open circles).

2 curves were respectively obtained on North American and European grown trees for air and pressure-chamber dehydrated branches.

The relationship between the leaf area and the hydraulic conductivity of the petioles (leaf specific conductivity, LSC) is shown in figure 4. *Quercus rubra* exhibited the lowest LSC and *Q pubescens* the highest. *Q robur* and *Q petraea* were similar. For any given leaf area, the LSC of *Q pubescens* petioles was approximately 2 times higher than the LSC of *Q petraea* or *Q robur* and 5 times higher than *Q rubra*.

Natural development of embolism in *Q petraea*

Figure 5 shows the seasonal progression of minimum water potential of *Q petraea*

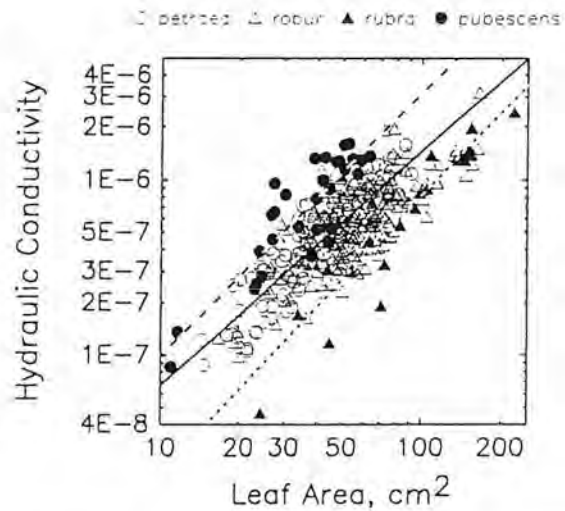


Fig 4. Hydraulic conductivity ($\text{kg m.s}^{-1} \text{MPa}^{-1}$) of petioles versus leaf area in the petiole of 4 species of oak. Scales are logarithmic, lines are linear regressions through log values : solid line = *Q petraea* and *Q robur*; dashed line = *Q pubescens*; dotted line = *Q rubra*.

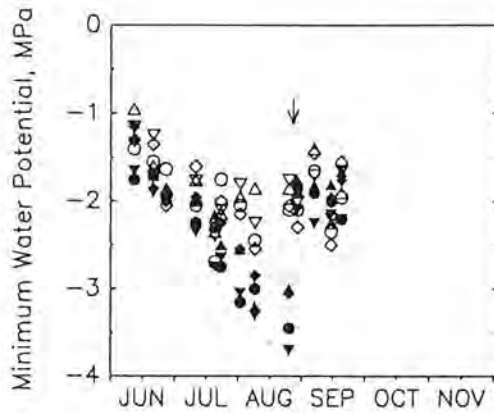


Fig 5. Seasonal progression of minimum water potential of control (open symbols) and water stressed trees (filled symbols). Different trees within each treatment are represented by different symbols. The arrow indicates rehydration following the dry treatment.

for the control and the dry treatments. Minimum water potentials of the control trees did not fall below -2.5 MPa at any time. Since the onset of the drought period (when the plot was covered with the roof) and up till rehydration (23/8/1990) the minimum water potential of the stressed trees kept decreasing down to a minimum of -3.4 MPa. After rehydration following the dry treatment, water potentials of both plots no longer differed.

Seasonal progression of embolism in the petioles and the twigs for both treatments is shown in figure 6. From the beginning of June to late October, we found no significant increase in the percent loss of hydraulic conductivity in the control trees (stable value around 10%). Embolism in the dry treatment developed significantly at the end of July and reached a maximum just before rehydration. There was a large variability in terms of percent loss of conductivity within the trees of the dry plot. One tree seemed more affected by the water shortage than the others. The

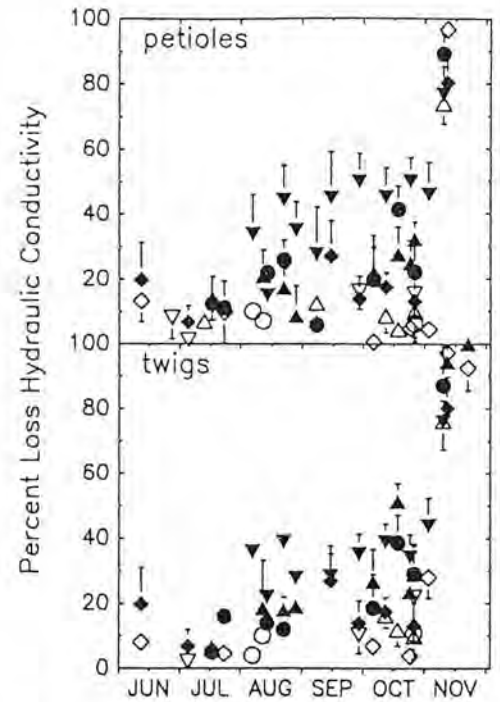


Fig 6. Seasonal progression of xylem embolism in petioles (upper section) and 1-year old twigs (lower section) for both control (open symbols) and water stressed trees (filled symbols). Different trees are represented by the same symbols as in figure 5.

loss of conductivity was around 50% for this tree as compared to 15–30% for the 3 others. After rehydration, embolism remained constant for all stressed trees. Loss of hydraulic conductivity for the same tree was usually slightly lower in twigs than in the petioles but followed the same trend throughout the seasons. Embolism in all trees, and in all parts of these trees, increased drastically at the beginning of November following the first frost (-2.6 °C) recorded in the stand. This frost-induced embolism in *Q. petraea* is comparable to what has been observed by Cochard and Tyree (1990) in north-eastern America in *Q. rubra* and *Q. alba*.

The VC of one of these trees is shown in figure 3a (open circle). No differences were found between this forest-stand-grown tree and the open-area-grown tree.

DISCUSSION

Vulnerability curves obtained with oak branches dehydrated in a pressure chamber were very similar to those acquired with twigs dehydrated on a laboratory bench. The same agreement was found in walnut petioles (*Juglans regia*) (Cochard *et al.*, unpublished data), on 2–4 year-old conifer branches (*Abies alba*) (Cochard, 1992), and in the current year twigs of 2 diffuse-porous species (*Salix alba* and *Populus deltoides*; Cochard *et al.* 1992). Two hypotheses might be considered regarding the mechanisms of embolism formation in pressure-chamber dehydrated branches. Air might be sucked inside a vessel during the decompression phase while tension develops in the xylem, or air might be pushed inside the vessels while the pneumatic pressure rises. The relative pressures that develop at the water–air meniscus are in both cases of the same order of magnitude and would have the same consequences on embolism induction.

Zimmermann (1983) introduced the principle of plant segmentation stating that embolism should develop first in the terminal part of the trees (*ie*, leaves and small branches), thus preserving the bole and the main branches from embolism damage. This segmentation is determined by the hydraulic architecture of the tree, *ie* by the leaf specific conductivity of xylem, which determines the water potential drop along the sap pathway, and also by the vulnerability of the different organs (Tyree and Ewers, 1991). Petioles of *Quercus petraea* are slightly more vulnerable than its

twigs and are submitted to lower water potential so we might expect the petioles to cavitate first. An experimental confirmation of this segmentation can only be obtained on intact drying trees, because the water potential drop along the conducting tissue will not be modified. Results from the field experiment have confirmed that embolism is more developed in petioles than in twigs, but we must conclude that the segmentation of *Q. petraea* was not sufficient to preserve the twigs from any embolism damage.

Although the vulnerability of species to air embolism is only starting to be documented, oak species might be qualified as rather "resistant" species as compared to some pioneer trees like *Salix alba* (Cochard *et al.*, unpublished data), *Populus tremuloides* (Tyree *et al.*, 1992), or *Schefflera morototoni* (Tyree *et al.*, 1991) whose vessels cavitate between -1 and -2 MPa. VCs are usually obtained from one single tree so we might question their representativeness. In this study we found that 2 *Q. petraea* trees, one growing in a forest stand, the other in an open area, exhibited very comparable VCs. Furthermore, the VCs of 2 *Q. rubra* trees from 2 different continents were also similar. In the light of these results, it seems that trees growing in climatically comparable areas exhibit only little variation in VCs. But it is conceivable that species with large amplitude of ecological habitats (mesic to xeric) also manifest intraspecific differences in their VCs. The relations between the hydraulic architecture of a species and its growing conditions deserve further study.

It has recently been proposed that the risk of xylem dysfunction due to cavitation events may determine the stomatal behavior of a plant and its ability to resist drought (Jones and Sutherland, 1991; Tyree and Ewers, 1991). The limitation of xylem embolism in a plant can both be physiological

(low transpiration rate due to stomatal closure or leaf fall) or hydraulic (low vulnerability, high LSC) or more likely a combination of these features. Our results on oak species have shown significant variations of vulnerability to cavitation and LSC between species. The LSC was measured in this study only in the petioles, so only provisional conclusions can be advanced. But it has been proved (Tyree, 1988; Tyree *et al*, 1991) that in woody plants the highest drop in water potential was found in the terminal part of the vascular system (*ie*, small branches and petioles). Consequently the hydraulic design of the petioles might be a decisive feature in characterizing the hydraulic architecture of a broad-leaved tree. Because of its high LSC and its low vulnerability *Q pubescens* minimizes the risk of cavitation events in its petioles. Conversely, *Q rubra* is the species that is the most likely to develop embolism in its xylem. Cochard and Tyree (1990) found that the native level of embolism was around 25% in the twigs of this species even in the absence of drought. *Q robur* and *Q petraea* have the same LSC but *Q robur* is more vulnerable; this species might thus be more subject to cavitation events.

Our results have shown that the European species known for being "drought-resistant" are also those whose hydraulic architecture seems to minimize the risk of cavitation events in the vessels. But we still do not have experimental confirmation under field conditions that drought-resistant species are cavitation-resistant. We also do not know how embolism affects the physiology of the tree and if can be directly responsible for mortality. This is a relevant problem for oak and other ring-porous species whose vessels naturally become embolised during the winter. Furthermore, our results have shown that among the species, studied, *Q rubra* pos-

sessed less advantageous architecture in terms of cavitation-avoidance, although this species was rather drought-resistant (Vivin *et al*, 1992, unpublished data). We conclude that cavitation resistance is only part of the strategy developed by this species to survive periods of drought. In the light of these preliminary results, it is considered that the hydraulic architecture and the vulnerability to cavitation of trees, and oak particularly, deserve further study and might have important implications in their ability to withstand drought.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was partly financed by the Water Stress, Xylem Dysfunction and Dieback Mechanisms in European Oaks research program (EEC DG XII, STEP CT90-0050-C). We thank B Clerc, P Gross, and F Willm for technical assistance at the Champenoux site. We thank MT Tyree for helpful criticism of the first draft of this manuscript.

REFERENCES

- Becker M, Lévy G (1982) Le dépérissement du chêne en forêt du Tronçais. Les causes écologiques. *Ann Sci For* 36, 439-444
- Bréda N, Cochard H, Dreyer E, Granier A, Aussenac G (1992) Water transport in oak trees submitted to drought: hydraulic conductivity and xylem dysfunctions. *Ann Sci For* 49 (in press)
- Cochard H, Tyree MT (1990) Xylem dysfunction in *Quercus*: vessel sizes, tyloses, cavitation and seasonal changes in embolism. *Tree Physiol* 6, 393-407
- Cochard H (1992) Vulnerability of several conifers to air embolism. *Tree Physiol* (in press)
- Cochard H, Cruiziat P, Tyree MT (1992) Use of positive pressures to establish vulnerability curves: further support for the air-seeding hypothesis and possible problems for pressure-volume analysis. *Plant Physiol* (in press)

- Dreyer E, Bousquet F, Ducrey M (1990) Use of pressure volume curves in water relation analysis on woody shoots: influence of rehydration and comparison of four European oak species. *Ann Sci For* 47, 285-297
- Guillaumin JJ, Bernard C, Delatour C, Belgrand M (1983) Le dépérissement du chêne à Tronçais : pathologie racinaire. *Rev For Fr* 35, 415-424
- Jones HG, Sutherland RA (1991) Stomatal control of xylem embolism. *Plant Cell Environ* 14, 607-612
- Krüssmann G (1978) *Handbuch der Laubgehölze*. P Parey-Verlag, Hamburg
- Sperry JS, Donnelly JR, Tyree MT (1988) A method for measuring hydraulic conductivity and embolism in xylem. *Plant Cell Environ* 11, 35-40
- Sperry JS, Tyree MT (1990) Water-stress-induced xylem embolism in three species of conifers. *Plant Cell Environ* 13, 427-436
- Tyree MT (1988) A dynamic model for water flow in a single tree: evidence that models must account for hydraulic architecture. *Tree Physiol* 4, 195-217
- Tyree MT, Sperry JS (1989) Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol* 40, 19-38
- Tyree MT, Ewers FK (1991) The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytol* (in press)
- Tyree MT, Snyderman DA, Machado JL (1991) Water relations and hydraulic architecture of a tropical tree (*Schefflera morototoni*): data, models and a comparison to two temperate species (*Acer saccharum* and *Thuja occidentalis*). *Plant Physiol* (in press)
- Tyree MT, Alexander J, Machado JL (1992) Loss of hydraulic conductivity due to water stress in intact juveniles of *Quercus rubra* and *Populus deltoides*. *Tree Physiol* (in press)
- Zimmermann MH (1983) *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer Verlag, Berlin, 143 p

Annexe 1

Analyse taxonomique de quelques arbres étudiés du dispositif expérimental de Champenoux (P52)

Travail réalisé en collaboration avec J.L. Dupouey,
avec la participation technique de J. Berthier

La présence en mélange de chênes sessile et pédonculé sur la parcelle avait décidé du choix de l'installation du dispositif. Toutefois, le chêne sessile est apparu beaucoup plus représenté en effectif, le chêne pédonculé n'apparaissant que par bouquets dans la partie basse du dispositif. Un travail d'identification taxonomique, sur analyse morphologique de feuilles, a été entrepris pour caractériser les arbres étudiés et analyser la variabilité entre les individus au sein de la parcelle. La position taxonomique de ces arbres a été ensuite définie par rapport aux pôles spécifiques (sessile et pédonculé) définis en Lorraine par Badeau (1990).

L'analyse a porté sur 24 arbres parmi les arbres étudiés. 20 feuilles par arbre ont été prélevées depuis les échafaudages, en échantillonnant largement le houppier. Des feuilles de premières pousses uniquement ont été choisies, dans le tiers supérieur du houppier. Pour l'analyse, 10 feuilles ont été choisies après séchage en herbier, après classement par taille et élimination des feuilles les plus petites et les plus grandes. Tous les caractères utilisés par Badeau (1990) ont été notés (liste ci-dessous). Pour l'analyse finale, la couleur du pétiole qui ne variait jamais a été éliminée. Les variables retenues dans les analyses sont les suivantes :

- pilosité (densité et longueur) du limbe, de la nervure principale et du pétiole
- nombre et longueur des nervures intercalaires
- nombre de lobes et nombre de lobules
- rapport largeur/longueur du limbe
- hauteur de la plus grande largeur du limbe
- angle de l'oreillette la plus développée
- périmètre de la feuille
- épaisseur moyenne du lobe
- angle moyen des nervures
- angle du lobe le plus large et angle du sinus le plus fermé.

Une ACP (variables continues) sur les moyennes des variables par arbre (10 feuilles), ne prenant en compte que nos 24 arbres, a montré un gradient continu avec deux pôles et 7 individus ambigus, difficiles à classer. Toutefois, cette analyse a permis de tester le pouvoir discriminant des variables utilisées sur notre échantillon d'arbres. Pour essayer de préciser l'espèce de ces individus mal classés, une analyse discriminante a été réalisée en utilisant deux groupes "sessile" et "pédonculé" à partir de l'ACP précédente :

"sessile" : 402-403-131-132-126-153-154-150-170-401 (10 individus)

"pédonculé" : 161-162-163-220-222-223-217 (7 individus).

Par cette analyse, les 7 intermédiaires apparaissent alors :

plutôt sessile : 65-128-160-195-404

plutôt pédonculé : 219-127.

En fait cette analyse est peu satisfaisante, car très sensible au choix des variables (toutes les variables, ou seulement les plus pertinentes retenues par Aas, 1993). En particulier : l'arbre 127 bouge beaucoup, le 160 est largement détaché, le nombre d'individus intermédiaires varie de 1 à 7.

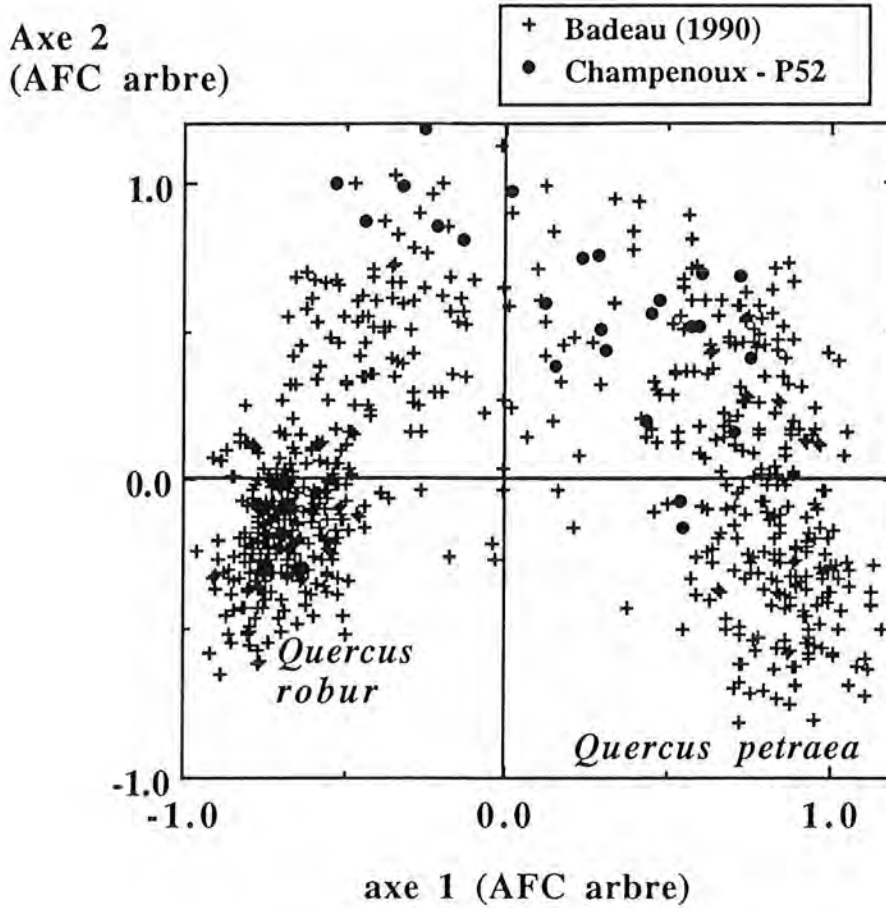
Une AFC-Lorraine-3 espèces (variables sériées en classes) a été faite à partir des données de Badeau (1990) qui portaient sur les trois espèces de chênes, afin de positionner les arbres de Champenoux par rapport aux pôles spécifiquement purs définis en Lorraine. Cette analyse a montré l'absence d'individu typique de chaque espèce parmi les 24 individus étudiés. Trois groupes toutefois ont pu être isolés :

"pédonculé type P52" : 161-162-163-220-222-223-217 (limite)

"intermédiaires plutôt S" : 219-127-131-126-128-65-404

"sessile type P52" : 160-402-403-132-153-401-150-154-170-195,

Aucun arbre n'apparaissant dans le pôle pubescent, une autre AFC a été conduite sur les données de Badeau en éliminant les pubescents (AFC-Lorraine-2 espèces). Les 402-403-195 deviennent intermédiaires : c'est très sensible, parce qu'on est dans la zone des mal classés. On note aussi la position très périphérique de nos individus, par rapport à la parabole Pédonculé-Sessile. La dispersion selon un axe radial de nos arbres est sans doute due à notre échantillonnage différent, sur des arbres d'âge différent et au cours d'autre autre saison de végétation. Il apparaît donc nécessaire de refaire l'analyse, en considérant nos arbres comme individus supplémentaires, n'intervenant pas dans l'analyse. Cette dernière analyse est la meilleure et est donnée en représentation graphique.



Enfin, une analyse utilisant une fonction discriminante simplifiée (longueur du pétiole et nombre de nervures intercalaires) validée par Dupouey et Badeau (1993) a fourni le classement suivant :

<i>Quercus petraea</i>					<i>Quercus robur</i>				
#	+	++	+++	++	+	#	+	+	+
132	401	402	404	195	126	131	222	223	161
153	170	154	154	128		163			220
		403	65	217-219-150					162
				160					
				127					

Conclusions

* Aucun de nos arbres n'est typiquement positionné dans les noyaux sessile ou pédonculé de l'analyse-Lorraine-2 espèces.

* Cependant, parmi nos arbres et avec l'analyse la plus complète (AFC-Lorraine-2 espèces), on peut reconnaître 3 groupes :

pédonculé (25%)	intermédiaires S- (37%)	sessile (33%)
161 sec	219 humide 91-92	160 sec
162 sec	127 humide 91-92	132 témoin 91-92
163 sec	131 humide 91-92	153 sec
220 humide 91-92	126 humide 91-92	154 sec
223 humide 91-92	128 humide 91-92	150 sec
	65 éclairci 92	170 sec
217 humide 91-92	195 éclairci 92	401 témoin 92-93
	402 témoin 92-93	404 témoin 92-93
	403 témoin 92-93	

* Le pourcentage d'intermédiaires (37%) est fort comparativement à celui de Badeau (1990) : 3.5%. Il semble donc que le sessile introgresse le pédonculé à Champenoux.

* Dans la cuve pour l'étude comparative des effets de la sécheresse sur les deux espèces, les arbres étudiés sont les plus typiques que l'on pouvait trouver sur la parcelle :

"Pédonculé type P52" : 161-162-163

"Sessile type P52" : 150-153-154

* Les témoins humides sont plutôt intermédiaires :

"Pédonculé type P52" : 220-222-223-217

"Sessile type P52" : 132

"Intermédiaires S-" : 128-126-127-131-219.

Il est à noter que la plupart des intermédiaires est regroupée autour de ce traitement.

* Pour la comparaison Eclairci/Témoin en 1992, les arbres étudiés sont des intermédiaires ou sessiles type P52. Les arbres éclaircis étudiés en 1993 n'ont pas été analysés.

Les individus pédonculés sont groupés, même s'ils ne sont pas dans le pôle typique, alors que les sessiles montrent une dispersion beaucoup plus grande. Ces deux observations sont semble-t-il classiques dans les sites intermédiaires où les deux espèces coexistent depuis suffisamment longtemps (plusieurs générations) pour qu'il y ait eu hybridation : on reconnaît des sessiles et des pédonculés, mais jamais d'individu typique ; la variabilité est en général plus forte dans le pôle sessile. A titre d'exemple, ceci se retrouve en forêt d'Amance dans l'analyse par forêt de Badeau (1990).

Références

- Aas G., 1993. Taxonomical impact of morphological variation in *Quercus robur* and *Quercus petraea* : a contribution to the hybrid controversy. *Ann. Sci. For.*, 50, 107s-113s.
- Badeau V., 1990. Etude de la variabilité morphologique des chênes en Lorraine (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd., *Quercus robur* L.). DEA Université de Nancy I, 35p + annexes.
- Dupouey J.L., Badeau V., 1993. Morphological variability of oaks (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl., *Quercus pubescens* Willd., *Quercus robur* L.) in northeastern France. *Ann. Sci. For.*, 50, 35s-40s.

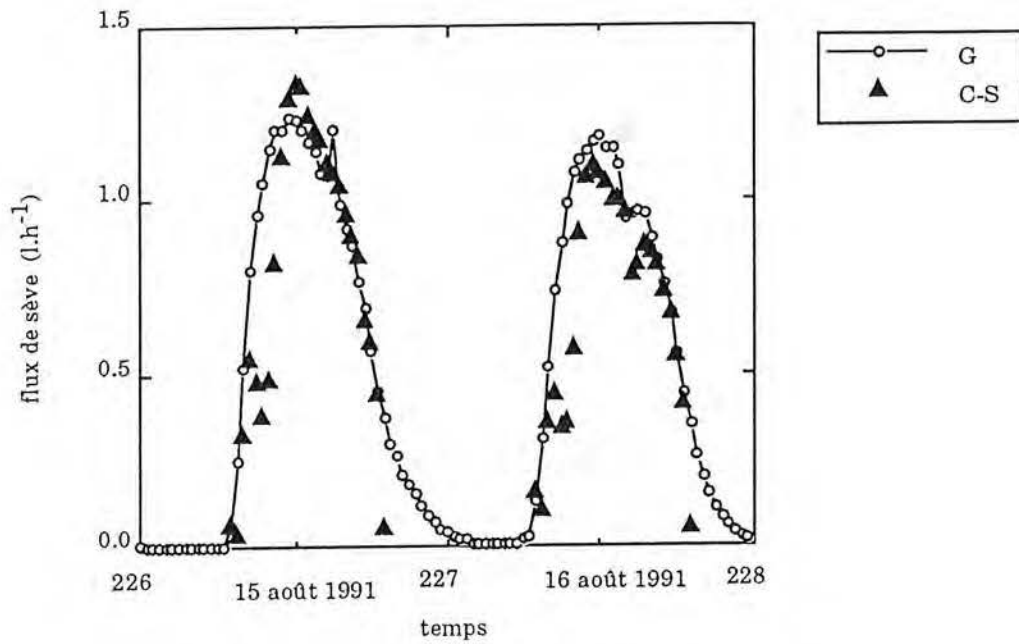


Figure 1 : Comparaison du flux de sève d'un chêne sessile mesuré lors de deux journées successives au moyen de deux méthodes : celle de Granier : G (1985), Cermak et al. : C-S (1973) modifiée.

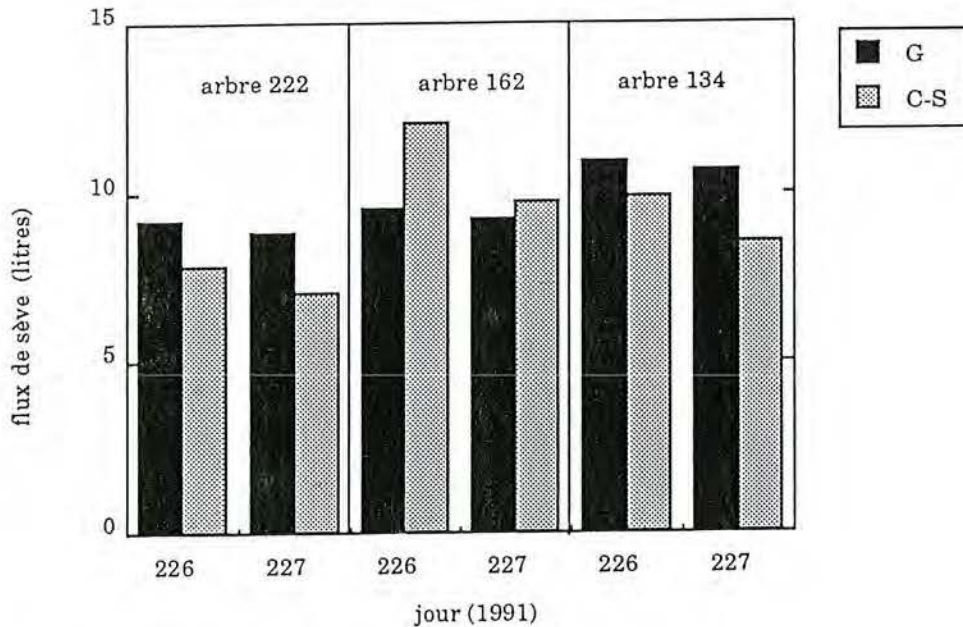


Figure 2 : Comparaison des mesures de flux de sève réalisées sur 3 chênes lors de deux journées successives au moyen de deux méthodes indépendantes : celle de Granier : G (1985), et celle de Cermak et al. : C-S (1973) modifiée par Schulze

Annexe 2

Comparaison de méthodes de mesure de flux de sève brute.

Dans le cadre du programme STEP, différents aspects méthodologiques relatifs à la mesure de flux de sève brute dans les chênes ont été abordés. Plusieurs confrontations qualitatives et quantitatives (absorption, impulsions de chaleur, thermogrammes infrarouge) ont été publiées (Granier *et al.*, 1994). De plus, une comparaison de deux techniques de mesures du flux de sève a été réalisée sur des chênes de notre dispositif au cours de l'été 1991, en collaboration avec l'équipe de l'Université de Bayreuth (Dr. Schulze E.D. et Köstner B.). Les deux méthodes confrontées sont des méthodes thermiques à chauffage continu :

* le fluxmètre radial (Granier, 1985, 1987) mesure l'écart de température entre une sonde supérieure chauffée à puissance constante (intensité du courant de 0.14 A) et une sonde de référence. Les signaux de sortie sont de faible tension (200 à 600 μ V).

* le système de Cermak (Cermak *et al.*, 1973) modifié par Schulze (Schulze *et al.*, 1985) est constitué de 5 électrodes plates insérées selon des sections radiales du tronc. Une différence de température constante est établie entre secteur chauffé et secteur de référence, et nécessite l'application de tensions élevées (200 V).

Quatre chênes ont été équipé d'un fluxmètre radial de type "Granier" de longueur utile de 2 cm et d'un système de Cermak modifié par Schulze : un chêne sessile (n°134) et un pédonculé (n°222) du traitement témoin et un chêne sessile (n°154) et un pédonculé (n°162) du traitement sec.

Il est apparu difficile voire parfois impossible de maintenir en fonctionnement les deux systèmes simultanément, en raison d'interactions électriques entre la méthode de Cermak qui utilise des tensions élevées et la méthode de Granier. Les deux équipements doivent être en particulier largement espacés le long du tronc pour éviter des perturbations du signal des fluxmètres radiaux, qui eux-mêmes doivent être parfaitement isolés électriquement. Lorsque ces conditions ont été remplies, un bon accord entre les deux méthodes de mesure du flux de sève a été observée, tant à l'échelle des variations journalières (**figure 1**) que des cumuls journaliers (**figure 2**). Ceci rejoint d'autres comparaisons réalisées sur *Pinus sylvestris*, qui ont montré une bonne concordance entre valeurs journalières de flux de sève, mesuré par ces deux techniques (Granier *et al.*, 1994).

Littérature citée

- Cermak, J., Deml, M. and Penka, M., (1973) A new method of sap-flow rate determination in trees. *Biol. Plant.*, 15, 171-178.
- Granier A. (1985) Une nouvelle méthode pour la mesure de flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann. Sci. For.*, 42, 193-200.
- Granier A. (1987) Evaluation of transpiration in a Douglas-fir stand by means of sap flow measurements. *Tree Physiol.*, 3 : 309-320.
- Granier A., Biron P., Köstner B., Gay L.W., Najjar G. (1994) Comparisons of xylem sap flow and water vapour flux at the stand level and derivation of canopy conductance for Scots Pine. *Theoret. Appl. Climat.*, in press.
- Granier A., Anfodillo T., Sabatti M., Cochard H., Dreyer E., Tomasi M., Valentini R., Bréda N. (1994) Axial and radial water flow in the trunk of oak trees : a quantitative and qualitative analysis. *Tree Physiol.*, in press.
- Schulze, E.-D., Cermak, J., Matyssek, R., Penka, M., Zimmermann, R., Vasicek, F., Gries, W. and Kucera, J. (1985) Canopy transpiration and water fluxes in the xylem of the trunk *Larix* and *Picea* trees - A comparison of xylem flow, porometer and cuvette measurements. *Oecologia*, 66, 475-483.

Annexe 3

Etude comparative de quelques appareils de mesures de l'humidité

et du potentiel hydrique du sol :

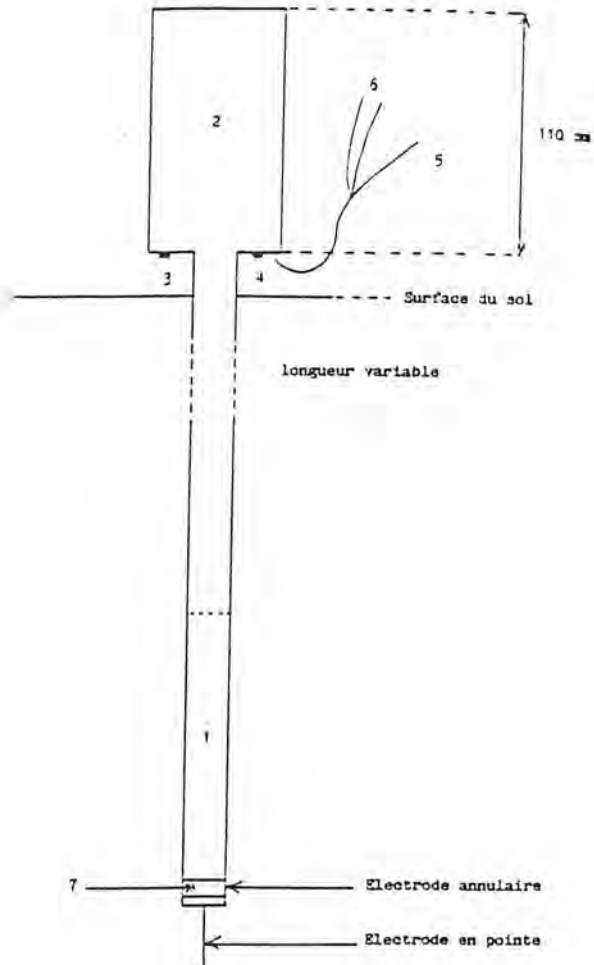
description du fonctionnement et discussion critique.

La mesure de l'humidité du sol est délicate en raison de sa variabilité spatiale, elle-même étroitement liée à la variabilité du sol (texture, structure, densité apparente), et de sa variabilité temporelle à plus ou moins long terme (évolution saisonnière et alternance de phases de réhydratation et de dessèchement). De nombreux équipements de mesure de l'humidité du sol ou de son potentiel hydrique sont actuellement disponibles et le choix proposé laisse souvent l'opérateur perplexe. Ce travail, qui ne prétend pas être exhaustif, rassemble notre expérience d'utilisation en forêt des sondes capacitives et de la TDR (mesure d'humidité), et des tensiomètres et micropsychromètres (mesure de potentiels hydriques du sol). Après une description des appareils et de leur principe de mesure, les résultats fournis par ces différentes techniques sont analysés en valeurs absolues, comparés entre eux et critiqués. Enfin, nous donnons notre position quant à la validité, la fiabilité, la maniabilité et l'intérêt scientifique des différents équipements.

1. Humidité du sol

1.1. Sondes capacitives (Humicap, Nardeux, France)

Les sondes Humicap utilisent la méthode capacitive de détermination de la teneur en eau volumique des sols à partir de la relation existant entre les propriétés diélectriques des sols (c'est-à-dire leur aptitude à se polariser) et leur teneur en eau (Dean *et al.*, 1987). Le sol, placé entre les armatures d'un condensateur de géométrie donnée, en détermine la capacité. La mesure de la constante de permittivité relative ϵ (ou constante diélectrique K_a) est une méthode très sensible de détermination de la teneur en eau du sol, en raison du fort contraste entre les valeurs de ϵ de l'eau libre ($\epsilon = 81$) et des constituants du sol ($\epsilon = 2$ à 5). Les valeurs de $\epsilon_{\text{air}} (= 1)$ et ϵ_{eau} n'ont pas d'intérêt dans la mesure de l'humidité du sol, mais permettent de vérifier facilement la stabilité de la calibration à chaque utilisation. Bell *et al.*, (1987) ont testé un système de mesure capacitive utilisant des tubes d'accès fixes et permettant des mesures à différents niveaux de profondeurs. Une étude plus récente réalisée par Robinson et Dean (1993) a



Géométrie, organisation des composants électroniques du capteur capacitif, et mise en place *in situ*. 1) Oscillateur 38 MHz, relais, amplificateur de température, mélangeur, oscillateur 27 MHz, diviseur; 2) convertisseur alimentation, convertisseur courant, microcontrôleur, programme; 3) roue codeuse 16 positions (réglage du coefficient de correction de température); 4) roue codeuse 3 positions (préétalonnage air-alcool); 5) sortie courant 4–20 mA; 6) alimentation 10–30 V; 7) capteur de température.

Figure 1 : Schéma de la sonde capacitve Humicap (Nardeux).
D'après Gaudu *et al.*, 1993.

permis à cette équipe de développer une sonde de surface à faible zone d'influence (4 cm). C'est dans cette optique qu'a été développé en France le système Humicap.

Volume de mesure et mise en place des sondes : Le capteur (**figure 1**) est composé d'une électrode annulaire (hauteur 10 mm, diamètre 21 mm) et d'une électrode en pointe (longueur 27 mm, diamètre 2 mm). Cette conception du capteur permet des mesures indépendantes tous les 10 cm, le volume d'influence du courant étant réduite à quelques cm. Pour la mise en place du capteur, un avant-trou est percé à la tarière (diamètre 2 cm), puis terminé à la gouge afin de faire un fond plat, enfin un peu de boue est coulée au fond.

Cycle de fonctionnement

On mesure la valeur de la fréquence de résonance d'un circuit incluant la capacité constituée. La de haute fréquence utilisée est de 38 MHz, afin de sortir du domaine de polarisation interstitielle des constituants macroscopiques du sol (environ 27 MHz, Dean *et al.*, 1987). Une double mesure de fréquence est adoptée : deux mesures, avec et sans prise en compte de la capacité du sol, sont effectuées grâce à un commutateur actionné à une fréquence de 0.5 Hz qui isole le circuit des électrodes. La différence de fréquence est alors uniquement fonction de la valeur de la capacité électrodes-sol. Lors de la première mesure, la fréquence nominale de la sonde est moyennée pendant 10 secondes. La valeur indiquée n'a pas de sens et varie d'un capteur à l'autre. Un relais doit alors se fermer et afficher la mesure définitive. Un étalonnage réalisé pour chaque sonde en usine avec des milieux de permittivité connue (air, alcool) permet la conversion des valeurs de fréquences obtenues en valeurs de permittivité. Dans les essais que nous avons réalisés, nous avons été confrontés à des dysfonctionnements fréquents de ce relais, celui-ci refusant obstinément de se fermer, et l'affichage se bloquant en mesure de fréquence nominale. Plusieurs cycles débranchement-branchement de l'alimentation ont été souvent nécessaires pour actionner le commutateur. Ces perturbations du cycle de fonctionnement du relais observées sur le terrain avaient déjà été signalées par Gaudu (1990) lors des premiers tests, et avaient été attribuées à une alimentation défectueuse du secteur. Dans nos expériences, malgré l'utilisation d'une batterie de 12 V préconisée par le constructeur, nous avons retrouvé le problème, ce qui nous semble être rédhibitoire pour les mesures automatiques ; en effet, une surveillance et souvent une intervention manuelle sont actuellement nécessaires pour actionner ce relais défectueux.

Etalonnage : Les sources de variations de la mesure de permittivité sont nombreuses : température, salinité, structure du sol (Kuraz, 1981) et nature du contact sol-électrodes ; ceci nécessite *a priori* un étalonnage du capteur dans chaque situation expérimentale.

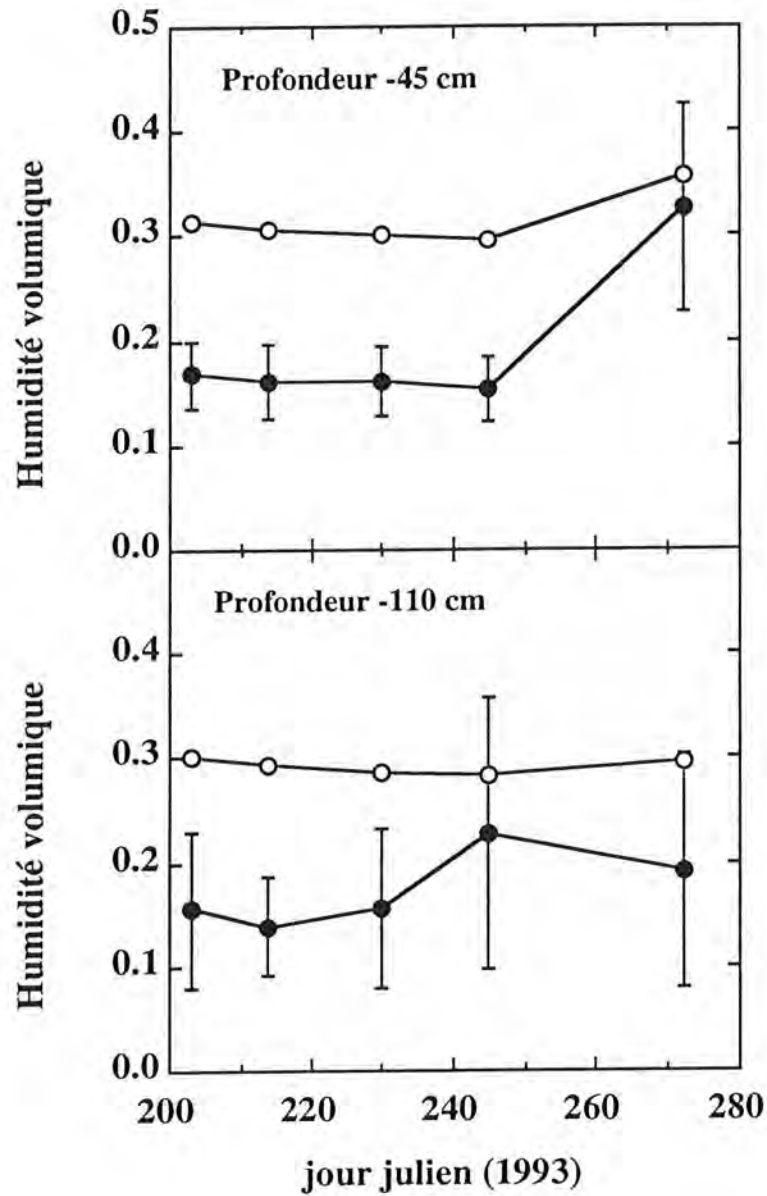


Figure 2: Comparaison des humidités volumiques mesurées à la sonde à neutrons (rond ouverts), et avec 5 capteurs Hmicap (ronds pleins, moyenne et écart-type). Les humidités Hmicap ont été calculées à partir de la relation de Topp *et al.* (1980).

Correction de l'effet température :

Pour s'affranchir de l'effet de la température, la mesure de la permittivité est normalisée par le capteur, la température de référence étant 20°C. L'équation de normalisation de la permittivité, valable de 0 à 45°C, est intégrée par le capteur suivant l'équation : $\epsilon(T) = \epsilon_{20} - (T - 20) \frac{d\epsilon}{dT}$. La valeur de T est mesurée (mais non accessible à l'opérateur, c'est dommage) par le capteur au voisinage des électrodes. Le coefficient de température $d\epsilon/dT$ dépend des caractéristiques propres du sol, en particulier de sa texture ; il doit donc être réglé par l'opérateur pour chaque type de sol ; on testera ce coefficient sur une seule sonde et on utilisera le même coefficient pour toutes les sondes installées sur le même site. Etudiant un sol à horizons contrastés du point de vue textural, nous avons entrepris un étalonnage dans les deux principaux horizons (horizons limoneux et argileux), en suivant le protocole (malheureusement très succinct) indiqué par le constructeur. Ce protocole consiste à laisser évoluer la température d'un échantillon de sol prélevé à une teneur en eau moyenne à l'abri de l'évaporation dans une enceinte jusqu'à 40°C. Il est essentiel de bien commencer ce réglage à 20°C, qui constitue la température de normalisation. La courbe signal en fonction du temps pour des températures de 20 à 40 °C peut ainsi être établie, la roue codeuse 16 positions étant en position 0 (voir figure 1) ; il faut régler la roue de telle sorte que le signal soit le même à 20°C et à 40°C. Pour le sol testé, nous avons trouvé la sensibilité de la roue codeuse insuffisante car les 16 positions sont mal étagées et, dans notre cas, le réglage correct se serait situé entre les deux premières positions. Nous avons adopté la position 0 pour l'horizon limoneux et 1 pour l'horizon argileux.

Importance du contact sol-électrodes

Les premiers résultats obtenus *in situ* par Gaudu *et al.* (1993) montrent que les relations d'étalonnages "humidité volumique-permittivité diélectrique relative" sont linéaires pour chaque capteur considéré individuellement ; ces relations présentent des pentes proches d'un capteur à l'autre, mais des ordonnées à l'origine différentes, attribuées à la variabilité spatiale de la structure à proximité immédiate du capteur et/ou du contact électrode-sol. Nous avons testé la variabilité de la réponse des sondes capacitives, en installant en ligne 5 répétitions à -45 cm (horizon limono-argileux) et à -110 cm (horizon argileux). Sans réaliser d'étalonnage, nous avons calculé les humidités volumiques à partir des valeurs de permittivité en utilisant la relation $\epsilon(\theta)$ de Topp *et al.* (1980). Dans le cas de l'horizon -45 cm (figure 2), la valeur moyenne d'humidité entre les 5 répétitions est stable et l'écart-type de l'ordre de 5% aux faibles humidités. L'écart-type augmente fortement après réhydratation et atteint 20% ; d'après nos mesures d'humidité neutronique, cette variabilité est beaucoup trop forte pour refléter une répartition hétérogène de l'eau. Nous avons également reporté sur cette figure l'humidité volumique mesurée à la sonde à neutrons : celle-ci montre un décalage d'environ 12% et ne manifeste pas une réhydratation aussi importante que ne le

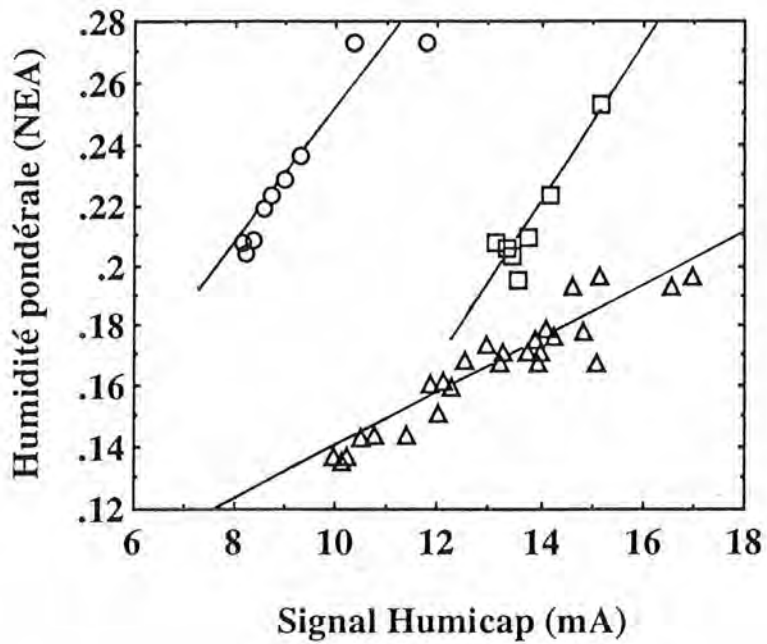


Figure 3 : Relation entre signal Humicap et humidité pondérale mesurée simultanément à la sonde à neutrons pour différentes profondeurs au cours d'un dessèchement (1992) dans le lysimètre .

○ $HP(-25) = 0.021 * \text{signal} + 0.036 \quad r^2 = 0.90$
 □ $HP(-50) = 0.026 * \text{signal} - 0.142 \quad r^2 = 0.87$
 △ $HP(<80) = 0.009 * \text{signal} + 0.049 \quad r^2 = 0.88$

montrent les données Humicap. Pour l'horizon argileux (-110 cm), le même biais de 15% est retrouvé entre sonde à neutrons et Humicap ; les écarts-types sont considérables lors de chaque mesure. La variabilité des réponses individuelles observées d'un capteur à l'autre est telle qu'elle semble davantage liée à l'environnement du capteur (état structural ou contact électrodes-sol résultant du mode d'implantation) qu'à la variabilité spatiale de la teneur en eau. Ceci souligne la nécessité d'obtention d'un étalonnage individuel par capteur un fois installé. D'un point de vue pratique, cela suppose un contrôle (gravimétrique par exemple) d'humidité du sol tout au long de la campagne de mesure. La grande variabilité des résultats entre capteurs, imputables à la variabilité de l'implantation des capteurs, incite par ailleurs à placer les sondes capacitatives au fond d'un trou à fond plat, obtenu en terminant le trou ouvert à la gouge, de manière à ce que l'électrode annuaire soit en contact avec le sol sur toute sa surface. Enfin, dans les horizons profonds et argileux où la mise en place du capteur se fait en force dans l'avant-trou, on veillera à ne pas compacter le sol et à ne pas provoquer d'accumulation de matériaux rapportés au niveau des électrodes.

Etalonnage en humidité pondérale

Pour réaliser cet étalonnage au cours d'une phase de dessèchement, une batterie de sondes capacitatives a été installée à 5 niveaux de profondeurs dans le lysimètre (Bréda *et al.*, 1993). Les prélèvements ont été réalisés à la tarière à trois dates, à proximité de ces sondes capacitatives afin de déterminer l'humidité pondérale. Malgré le faible nombre de répétitions, d'assez bonnes relations, dépendant de la profondeur, ont été établies entre permittivité et humidité pondérale.

Tableau I : Paramètres des régressions linéaires calculées entre le signal Humicap (mA) et l'humidité pondérale déterminée sur des prélèvements de sol.

$$\text{signal Humicap (mA)} = a * \text{Humidité pondérale} + b$$

Profondeur	r ²	a	b
-25 cm	0.99	0.054	-0.315
-50 cm	0.42	0.014	0.007
-80 cm	0.61	0.041	0.011
-110 cm	0.84	0.016	-0.002
-140 cm	0.41	0.011	0.020

Par ailleurs, sur ce même site expérimental, on a mesuré l'humidité pondérale à la sonde à neutrons lors de chaque lecture Humicap. Lorsque le signal des sondes capacitatives est reporté en fonction de l'humidité pondérale (**figure 3**), trois nuages de points se dégagent et correspondent à des horizons de texture différente. Les régressions

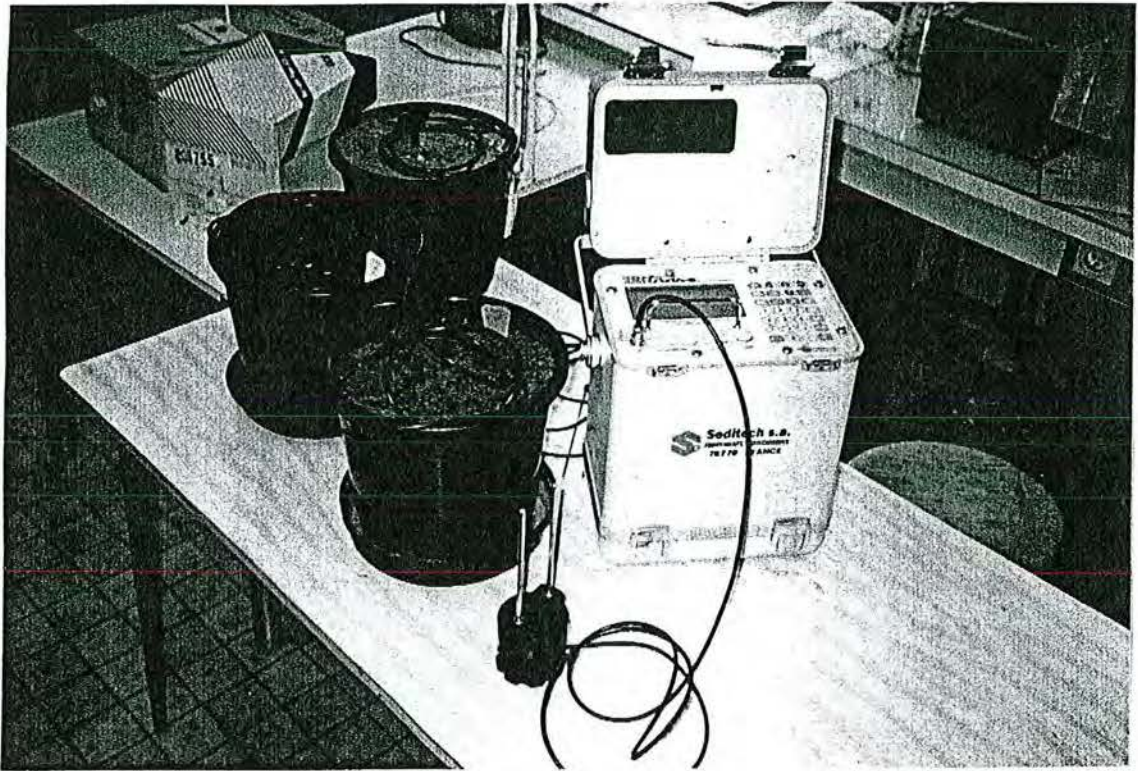


Figure 4 : Equipement de mesure de l'humidité du sol par réflectométrie dans le domaine temporel (Soil Moisture Equipment, Trase system) : unité centrale et guide d'onde de surface de 25 cm.

sont significatives et les pentes diffèrent fortement d'un niveau à l'autre, confirmant la nécessité d'étalonnage par horizon.

En conclusion, l'outil capacitif Humicap nous semble intéressant en particulier pour sa bonne résolution géométrique (volume de mesure de l'ordre de quelques cm), qui permet par exemple des études fines dans la sphère racinaire et le suivi du dessèchement du sol en pots. Il est toutefois indispensable de remédier auparavant au dysfonctionnement du relais et d'établir un étalonnage pour chaque substrat (température et $\epsilon(\theta)$), ce qui reste une contrainte forte, limitant la généralisation de cet équipement.

1.3. Time Domain Reflectometry (Trase System 1, modèle 6050 XI, Soil Moisture Equipment)

Le principe de la réflectométrie dans le domaine temporel (TDR) est le même que celui utilisé par les sondes capacitives, à savoir l'exploitation de la forte variation de la constante diélectrique du sol en fonction de sa teneur en eau. La constante diélectrique peut être déterminée par le temps de transfert c d'une onde électromagnétique (de 10 MHz à 1 GHz) le long d'une ligne de transmission parallèle de longueur connue enfoncée dans le sol (guide d'ondes). Le temps de transfert c dépend uniquement de deux constantes du matériel : la constante diélectrique ϵ et la perméabilité magnétique μ :

$$c = c_0 / [(\epsilon + \mu)^{1/2}]$$

où c_0 est la vitesse de la lumière dans le vide ($3 \times 10^8 \text{ m.s}^{-1}$) ; la perméabilité magnétique des sols est généralement de 1. Les appareils de TDR génèrent des ondes électromagnétiques et en déterminent le temps de transfert c entre les extrémités des guides d'ondes. Les temps de transfert varient dans la gamme de 100 picosecondes à 20 nanosecondes. Une fois c déterminé, l'appareil calcule la constante diélectrique ϵ , qui varie avec l'humidité du sol. Ce principe est détaillé dans la plupart des premiers articles concernant les applications de la TDR à la mesure d'humidité du sol (Dasberg et Dalton, 1985, Topp et Davis, 1985, Ledieu et Dautrebande, 1987, Malicki et Skierucha, 1989) et est repris dans les notices de chaque système commercialisé (Bréda et Hoh, 1993, Eijkelkamp, 1994).

Dans l'équipement testé (Trase system, Soil Moisture Equipment. **figure 4**), la longueur des guides d'ondes de surface est de 15 cm au minimum et peut atteindre 60 cm ; les guides enterrables ont une longueur fixe de 20 cm. L'écartement entre les guides d'ondes est de 5 cm aussi bien pour les guides d'ondes de surface que les enterrables. Il s'agit donc d'une mesure intégratrice, contrairement aux sondes capacitives qui permettent une mesure quasi ponctuelle (centimétrique). Toutefois, les guides d'ondes enterrables peuvent être insérés horizontalement ce qui réduit l'épaisseur de sol pris en

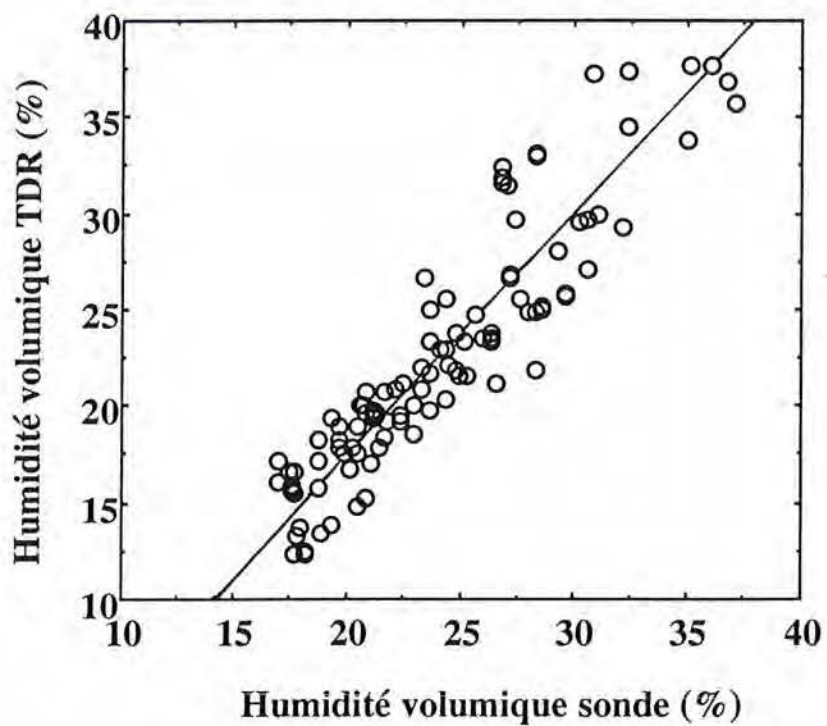


Figure 5: Comparaison des humidités volumiques mesurées à la sonde à neutrons (NEA) et à la TDR (Trase System, Soil Moisture Equipment). Toutes les profondeurs de mesure (-15, -30, -45, -60 cm) sont confondues

$$HV\% \text{ (TDR)} = 1.26 * HV\% \text{ (sonde)} - 7.65, r^2 = 0.85$$

compte par la mesure. Dans tous les cas, la mise en place des guides d'ondes doit impérativement respecter l'écartement et le parallélisme entre les deux aiguilles.

Nous avons testé en forêt des sondes de surface, insérées verticalement, sans perturber le sol. Trois batteries de 4 sondes de 15, 30, 45 et 60 cm de long ont été installées chacune à proximité d'un tube de sonde à neutrons dans des traitements d'humidité croissante (Bréda *et al.*, 1993 et 1994b). Les mesures TDR et sonde à neutrons ont été effectuées tous les 15 jours environ. La prise de mesure est très rapide et bien reproductible (variation d'humidité inférieure à 0.5% entre 3 répétitions). Les humidités volumiques (HV) indiquées par la TDR ont été comparées à celles fournies par la sonde à neutrons dans une tranche de sol aussi voisine que possible de la longueur des guides d'ondes. Ainsi, l'humidité volumique TDR indiquée par les guides de 15 cm a été comparée à la mesure de sonde à neutrons de surface, réalisée à -10 cm. Pour les autres longueurs de guides, nous avons moyenné les HV sonde de 0 à 30, de 0 à 40, de 0 à 60. Ce type de calcul reste une approximation, puisque la sphère d'influence de la sonde à neutrons s'exerce de part et d'autre du niveau de mesure inférieur. La corrélation entre les deux mesures, toutes les profondeurs étant prises en compte (**figure 5**), est significative ($HV\% (TDR) = 1.26 * HV\% (sonde) - 7.65$, $n=123$, $r^2 = 0.85$), mais la pente diffère significativement de 1, les humidités indiquées par la TDR sont en moyenne plus faibles de 12% que celles données par la sonde, sauf en période de réhydratation où l'inverse est observé. Rappelons toutefois que nous avons déjà souligné les sous-estimations de la sonde en réhydratation (Bréda, 1994), phénomène également rapporté par Vauclin et Vachaud (1978). Afin de vérifier si la relation $\epsilon(\theta)$ utilisée par la TDR est bien indépendante de la texture du sol, on a analysé horizon par horizon la corrélation entre HV (TDR) et HV (sonde).

Tableau II : Paramètres des régressions linéaires calculées entre les humidités volumiques mesurées à la TDR et à la sonde à neutrons pour les quatre profondeurs testées : $HV(TDR) = a * HV (sonde) + b$

Profondeur	Fréquence	r^2	a	b
-15 cm	29	0.95	1.43	-9.43
-30 cm	32	0.87	1.28	-9.76
-45 cm	33	0.84	1.17	-5.26
-60 cm	29	0.80	1.17	-5.53

Les coefficients de signification sont de moins en moins bons lorsque la profondeur augmente, ce qui peut refléter soit l'approximation faite lorsqu'on moyenne les humidités volumiques données par la sonde tous les 10 cm soit une différence de

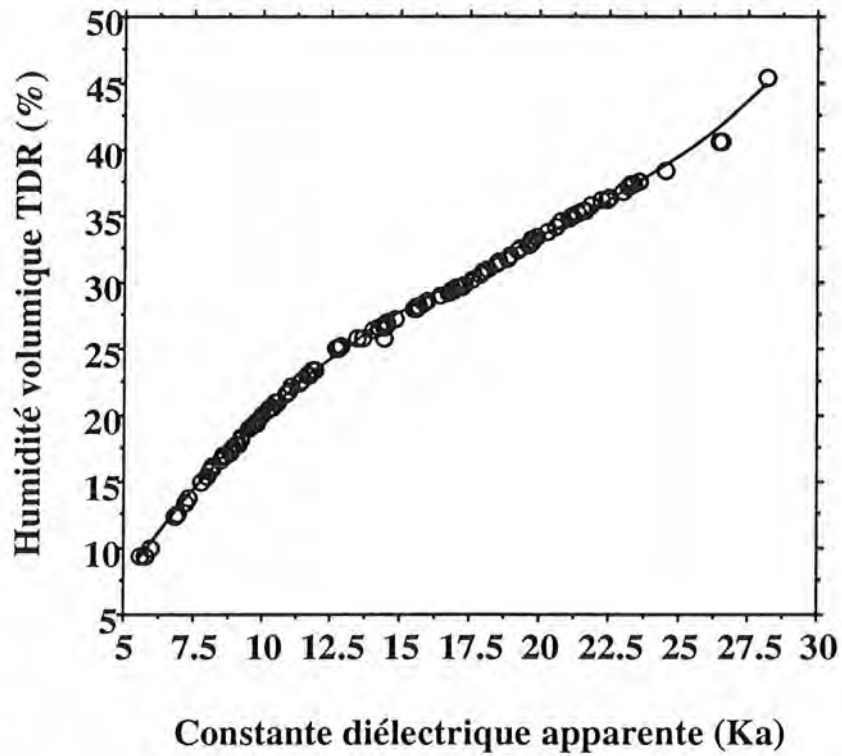


Figure 6 : Ajustement polynomial de troisième ordre calculé à partir de nos données expérimentales (obtenues *in situ* et en pot) entre constante diélectrique apparente (Ka) et humidité volumique (%) mesurées avec le Trase system 1.

$$HV\% = -12.70 + 4.92 * Ka - 0.202 * Ka^2 + 0.004 * Ka^3$$

calibration entre les deux équipements d'autant plus grande que la teneur en argile augmente ; cette dernière hypothèse a été mise en évidence par Dirksen et Dasberg (1993). La pente, supérieure à 1 pour tous les horizons, s'écarte d'autant plus de 1 que l'horizon concerné est proche de la surface. Cette sous-estimation de la TDR est retrouvée par d'autres auteurs lors de calibrations par rapport à des mesures neutroniques (Baker et Allmaras, (1990)) ou par rapport à des mesures gravimétriques (Dirksen et Dasberg (1993), Reeves et Smith (1992)). Ces derniers auteurs ont travaillé dans des matériaux à cailloux calcaires grossiers où la présence d'air à proximité des guides d'ondes aurait perturbé sensiblement la mesure. Par ailleurs, la densité apparente du sol peut évoluer au cours du dessèchement en particulier dans les horizons argileux (Fleming *et al.*, 1993), et les modifications de ce paramètre n'ont peut-être pas affecté les mesures de la même manière pour les deux méthodes.

La relation de calibration entre les valeurs de constante diélectrique apparente K_a et l'humidité volumique en % utilisée par le programme de calcul du Trase a été établie par le constructeur, en déterminant K_a dans différents sols à teneur en eau connue. La relation obtenue par ajustement sur cet étalonnage n'est pas indiquée par le constructeur. Nous l'avons recalculée à partir de nos données (figure 6) :

$$HV\% = -12.7 + 4.92 * K_a - 0.202 * K_a^2 + 0.004 * K_a^3$$

Sur la courbe expérimentale du constructeur, les points établis sur argile, limon sableux ou sable se trouvent sur la même relation. La gamme d'humidité volumique de cette relation de calibrage s'étend pour l'argile de 2.5 à 90% et pour sable et limon de 2.5 à 35%. Les humidités volumiques calculées à partir de la relation empirique de Topp *et al.* (1980), longtemps considérée comme la référence en matière de TDR, ne sont pas statistiquement différentes de celles fournies par le Trase System. Rappelons pour mémoire cette équation :

$$HV\% = -5.3 * 10^{-2} + 2.92 * 10^{-2} * K_a - 5.5 * 10^{-4} * K_a^2 + 4.3 * 10^{-6} * K_a^3$$

A titre indicatif, mentionnons que d'autres équipements TDR utilisent d'autres relations de calibration ; le Trime System (IMKO) propose l'équation standard de Topp et permet à l'opérateur de reprogrammer facilement sa propre calibration ; l'appareil Tektronix (Campbell Scientific) propose un calcul d'humidité volumique soit à partir de la relation de Topp décrite ci-dessus, soit de celle de Ledieu *et al.*, (1986). La validité de la relation HV (K_a) de Topp pour tous les types de sols est actuellement discutée. Des travaux récents montrent en effet les divergences qui peuvent apparaître en particulier pour les milieux argileux (Dirksen et Dasberg, 1993) et les horizons organiques (Roth *et al.*, 1992, Pepin *et al.*, 1992). De nouveaux modèles de calibration sont proposés par ces différents auteurs, en prenant en compte la densité apparente, l'origine organique ou la surface spécifique des matériaux. Nous retiendrons de ces études que la relation de Topp *et al.* (1980) est valable pour des sols à faible teneur en argile (donc à faible surface spécifique) et de densité apparente sèche comprise entre 1.35 et 1.50.

En dehors de ces mesures sur sol en place, peu de tests au cours des expériences en pot menées par notre laboratoire ont pu être réalisés, en raison des trop faibles volumes des conteneurs couramment utilisés. Rappelons que le volume de sol échantillon est approximativement un cylindre de 4 cm de rayon (écartement entre les guides d'ondes de 5 cm) et de longueur égale à celle des guides d'ondes utilisés + 2 à 3 cm (Bréda et Hoh, 1993). La présence d'air à l'extrémité supérieure des guides d'ondes lorsque ceux-ci sont insuffisamment enfoncés dans le substrat fausse la mesure en perturbant la propagation de l'onde ; ceci peut être détecté en surveillant la forme de la courbe de propagation du signal sur l'écran graphique de la centrale (Bréda et Hoh, 1993). Pour utiliser la TDR dans de telles expériences, nous recommandons donc de prévoir des conteneurs de hauteur au moins égale à 20 cm pour les guides de surface amovibles (longueur 15 cm) ou d'au moins 25 cm pour les sondes enterrables permanentes. Il est capital que les guides d'ondes soient dans un substrat homogène et il faut en particulier tenir compte de la présence éventuelle d'une couche de gravier au fond. Une distance d'au moins 2-3 cm entre les guides et les parois du pot est souhaitable, c'est-à-dire qu'il faut un rayon d'au moins 6 à 7 cm entre le plant et les parois du pot. S'il n'est pas possible d'utiliser de tels volumes de pots, il sera prudent de surveiller à chaque mesure la forme de la courbe de propagation du signal de manière à détecter les artéfacts induits par le non respect du volume de mesure. Une mesure manuelle peut dans certains cas permettre une correction (Bréda et Hoh, 1993).

La rapidité d'acquisition des données permet un échantillonnage important et des mesures fréquentes. L'absence de rayonnement radioactif et par suite de l'utilisation sans licence et sans danger pour l'opérateur sont des avantages évidents de la TDR par rapport aux sondes à neutrons. La possibilité d'acquisition continue et automatique (Baker et Allmaras, 1990), programmable directement sur le Trase système (Bréda et Hoh, 1993), est encore un atout supplémentaire de cet équipement.

Dans l'état actuel de développement de la technique, la plus grande réserve demeure l'incertitude sur l'universalité de la relation entre constante diélectrique et humidité volumique pour tous les types de sols. Enfin, d'un point de vue pratique, les longueurs fixes des guides d'ondes, ne recouvrant pas forcément la profondeur des horizons pédologiques et le fait que toute la longueur des guides soit prise en compte dans la mesure sont des contraintes certaines à l'utilisation *in situ*. La mise au point de guides plus courts et présentant une extrémité sensible serait du plus grand intérêt. Malicki et Skierucha (1989) décrivent un équipement de mesure manuelle de TDR utilisant des guides d'ondes de 8 cm de long et à écartement de 1 cm. Le même équipement peut fonctionner avec plusieurs guides d'ondes de longueur croissante montés sur un seul câble coaxial. Si le système n'est pas commercialisé, certaines idées originales seraient à développer.

L'utilisation de mesures de TDR pour établir des profils profonds d'humidité souvent nécessaires en forêt nous semble toutefois techniquement et financièrement difficile : la mise en place d'une dizaine de sondes, après décapage successif des horizons, est une opération lourde, coûteuse (donc limitant les possibilités de répétitions) et perturbant le site. L'utilisation de l'équipement dans sa configuration actuelle est donc essentiellement limitée aux horizons de surface (jusqu'à 60 cm). L'équipement Trime est actuellement le seul à proposer des sondes à descendre dans un tube d'accès d'une longueur maximale de 1 m.

2. Potentiel hydrique du sol

2.1 Tensiomètres à lecture directe DTE 1000 (Nardeux)

La vocation première de ces tensiomètres est de contrôler le potentiel hydrique de sols proches de la capacité au champ en particulier pour le pilotage d'irrigations. Ces tensiomètres consistent en une bougie poreuse en céramique longue de 6 cm fixée à l'extrémité d'un tube de longueur variable (diamètre 2 cm) rempli d'eau dégazée et fermé par un bouchon hermétique. Un capteur de pression amovible de tube en tube (DTE-1000) permet la mesure directe du potentiel en mbar en insérant l'aiguille du capteur à travers le bouchon de chaque tensiomètre. Nous avons utilisé 5 batteries de cannes tensiométriques installées à 5 profondeurs (-15, -30, -60, -110, -120) au cours de 5 saisons de végétations consécutives. Les tensiomètres ont été laissés en place toute cette période et se sont donc montrés robustes, quelques précautions élémentaires étant prises (vidange de l'eau en hiver et retrait des bouchons). Le ré-amorçage en début de saison par remplissage à l'eau dégazée n'a nécessité que quelques jours (3 à 5 selon les profondeurs). D'utilisation facile et très rapide, le capteur de pression DTE-1000 donne des mesures fiables, reproductibles et précises si l'on respecte la hauteur d'eau idéale dans les tubes (Thony *et al.*, 1988). La variabilité spatiale, même faible, peut être mise en évidence. Toutefois, l'utilisation de ces appareils en forêt reste très limitée dans le temps, puisque le dessèchement du sol atteint très tôt dans la saison -800 mb, limite de fonctionnement de ces tensiomètres : dans nos études, les niveaux de surfaces décrochent dès le mois de juin, les plus profonds dès le début juillet. Les épisodes de réhydratation temporaires sont pratiquement impossibles à suivre en raison du temps d'équilibrage de plusieurs jours nécessaire après décrochement. Ce type de données tensiométriques a été abondamment utilisé pour établir des courbes de rétention du sol *in situ* (Bréda *et al.*, 1994b), les tensiomètres étant les seuls équipements susceptibles de fournir des mesures de potentiel en début de dessèchement et de quantifier l'engorgement du sol (potentiels positifs).

2.2. Micropsychromètres à effet Peltier (Wescor, Logan, Utah 84321)

Nous avons utilisé pendant 3 saisons successives ce type de micropsychromètres à 5 profondeurs de mesure (-25, -50, -80, -110, -140 cm). 35 micropsychromètres (7 répétitions) ont été installés verticalement, fixés sur des tubes en PVC et insérés dans des trous pré-perçés avec une mèche à bois (1 cm de diamètre) montée sur perceuse électrique. L'étanchéité aux deux extrémités du tube est essentielle et a été assurée par un joint silicone. La plupart des dysfonctionnements observés ont résulté d'entrées d'eau par une extrémité ou l'autre (pluies ou engorgement du sol) entraînant une oxydation du ou des thermocouples ou des court-circuits. Ceci se traduit soit par une impossibilité de lecture soit par une phase de refroidissement très lente ; dans ce dernier cas, le dysfonctionnement est plus difficile à détecter la mesure restant possible, mais le potentiel mesuré reste toujours proche de zéro. Dans les deux cas, le remplacement du micropsychromètre est nécessaire. En début de la deuxième saison de mesure, ces dysfonctionnements ont entraîné le remplacement de 14 des 35 micropsychromètres. Il faut donc considérer ces appareils comme peu durables et vieillissant assez mal sur le terrain. Contrairement à une critique souvent émise (Savage et Cass, 1984, Campbell, 1988), nous n'avons pas été gênés par les gradients thermiques, sans doute parce que nous avons travaillé sous couvert. Toutefois, nous avons systématiquement surveillé ces gradients et nous avons rejeté quelques mesures pour lesquelles la limite de 3 μV préconisée par le constructeur (Wescor) était atteinte.

2.2 "Tensiomètres" 0-2 bars, (Watermarks, Irrrometer Company inc, Riverside, Californie, distribués par Nardeux)

Initialement développées pour piloter des irrigations, les sondes watermarks sont commercialisées comme des "tensiomètres couvrant la gamme 0-2 bars". L'instrument est donc *a priori* intéressant puisqu'il complète les gammes de potentiel de l'eau dans le sol couvertes par les techniques classiques : les tensiomètres classiques fonctionnent de 0-800 mb et les micropsychromètres à partir de 2-3 bars. Les sondes sont constituées de deux électrodes entre lesquelles un bloc de plâtre permet de tamponner la salinité de la solution de sol. L'ensemble électrodes + plâtre est inclus dans du sable fin bien calibré (type sable de fontainebleau). Le potentiel de ce sable s'équilibre avec le potentiel du sol. Le boîtier Soil Moisture mesure une résistivité, convertie directement en potentiel (en cbar ou kPa). La résistivité du matériau (ici sable) variant avec la température, un réglage de la température (graduations de 16 à 32 °C) doit être fait grâce à un potentiomètre peu précis. Ce réglage nécessite un équipement annexe permettant de connaître la température puisque l'appareil ne la mesure pas. Lorsque le potentiel hydrique du sol descend en-dessous de -2 bar, le capteur ne décroche pas mais affiche zéro

(sable sec non conducteur). Toutefois, la réhydratation du sol ne permet pas de "raccrocher" les sondes (Vachaud, comm. pers.).

Nous avons installé trois batteries de sondes Watermarks à 5 niveaux de profondeurs, dans différents traitements (Bréda *et al.*, 1994a). Les mesures au cours de la saison ont fourni des évolutions de potentiels hydriques à peu près cohérentes en terme de profil, mais les ordres de grandeurs annoncés par ces appareils sont faux. En effet, nous avons par ailleurs de nombreuses preuves (micropsychromètres, potentiels de base des arbres, humidité du sol) que le sol étudié s'est desséché bien au delà de -2 bars, bien que les Watermarks n'aient pas "décroché".

Cet équipement a été testé par l'Institut de Mécanique de Grenoble (Vachaud, comm. pers.) par comparaison avec des mesures tensiométriques classiques. Ce travail a montré que la réponse des sondes watermarks est différée dans le temps, l'équilibre entre le sol et le sable devant se faire par diffusion des molécules d'eau. Ce phénomène étant très lent, la réponse peut nécessiter plusieurs jours. Aussi Vachaud met-il en cause le principe même de la mesure. Par ailleurs, des mesures réalisées en conditions contrôlées sur des échantillons de sol remaniés soumis à pF donné en cocotte ont montré une relation linéaire entre teneur en eau et résistivité des sondes mesurées par un résistimètre (Belier, comm. pers.), jusqu'à 1.5 bar (et non 2). Par contre, le boîtier ne fournit pas de réponse linéaire, et celle-ci varie avec la texture de l'échantillon (testé sur horizon argilo-limoneux et argileux ferrallitique). La conversion résistivité - potentiel n'est donc pas valable.

Le mauvais fonctionnement des sondes Watermark doit donc être attribué à (1) un équilibrage très long des sondes avec le sol, (2) un défaut de calibration majeur. Notre expérience *in situ* et les conclusions obtenues en conditions contrôlées par des spécialistes nous conduisent à n'accorder aucune confiance à ces tensiomètres et à en déconseiller formellement l'utilisation.

Conclusion

Les deux équipements de mesure de l'humidité du sol testés (TDR et sondes capacitives) déterminent la constante diélectrique du sol, soit de manière intégrée pour le TDR, soit de manière ponctuelle pour les sondes capacitives. La relation de calibration permettant de calculer l'humidité volumique proposée par Topp *et al.* (1981) est utilisable en première approximation mais mérite d'être vérifiée sur différents sols et substrats expérimentaux. Enfin, les sondes capacitives que nous avons testées ont présenté une défaillance technique rendant leur fiabilité douteuse. D'après le constructeur, ce défaut est corrigé dans les sondes récemment produites. En ce qui concerne la mesure du potentiel hydrique du sol, les tensiomètres à lecture directe (système DTE -1000) et les micropsychromètres sont précis, fiables et complémentaires par leur gamme de

fonctionnement. Les tensiomètres 0-2 bars (Watermark) sont en revanche faux et donc inutilisables dans les conditions où nous les avons testés.

Références

- Baker J.M., Allmaras R.R., (1990)** System for automating and multiplexing soil moisture measurement by Time Domain Reflectometry. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 54, 1-6.
- Bell J.P., Dean T.J., Hodnett M.G., (1987)** Soil moisture measurement by an improved capacitance technique, part II. Field techniques, evaluation and calibration. *Journal of Hydrology*, 93, 79-90.
- Bréda N., Cochard H., Dreyer E., Granier A., (1993a)** Water transfer in a mature oak stand (*Quercus petraea*) : seasonal evolution and effects of a severe drought. *Can. J. For. Res.*, 23, 1136-1143.
- Bréda N., Granier A., Aussenac G., (1994a)** Effects of thinning on soil water balance and trees water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea*). In prep.
- Bréda N., Granier A., Gras F. (1994b)** Comparison of soil water retention relationships established on clods or on disturbed sample and *in situ* measurements. Application to soil water potential calculation. Soumis à *Agromonie*
- Bréda N., Hoh C. (1993)** Mesure d'humidité pour l'agriculture et sciences de la terre par réflectométrie dans le domaine temporel. Notice d'utilisation du Trase système 1, modèle 6050 XI, version française. Document interne, INRA Nancy, 67 p.
- Campbell G.S. (1988)** Soil water potential measurement : an overview. *Irrig. Sci.*, 9 : 265-273.
- Dasberg S., Dalton F.D. (1985)** Time-domain reflectometry field measurements of soil water content and electrical conductivity. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49 : 293-297.
- Dean T.J., Bell J.P., Baty A.J.B. (1987)** Soil moisture measurement by an improved capacitance technique, part I. Sensor design and performance. *Journal of Hydrology*, 93 : 67-78.
- Dirksen C., Dasberg S. (1993)** Improved calibration of Time Domain Reflectometry soil water content measurement. *Soil Sci Am J*, 57 : 660-667.
- Eijkelkamp (1994)** Trime-system : material moisture measurement with principle of Time-Domain-Reflectometry. *Agrisearch Equipment*, 14 p.
- Fleming R.L., Black T.A., Eldridge N.R. (1993)** Water content, bulk density, and coarse fragment content measurement in forest soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 57 : 261-270.
- Gaudu J.C. (1990)** Etude des performances d'un prototype de sonde capacitive pour la mesure *in situ* de la teneur en eau du sol. Document interne, INRA, Avignon (Montfavet), 20p.

- Gaudu J.C., Mathieu J.M., Fumanal J.C., Bruckler L., Chanzy A., Bertuzzi P., Stengel P., Guennelon R. (1993)** Mesure de l'humidité des sols par une méthode capacitive : analyse des facteurs influençant la mesure. *Agromonie*, 13 : 57-73.
- Kuraz V. (1981)** Testing a field dielectric soil moisture meter. *Geotechnical Testing Journal*, 4, 3, 111-116.
- Ledieu J., DeRidder P., DeClerck P., Dautrebande S., (1986)** A method of measuring soil moisture by Time Domain Reflectometry. *Journal of Hydrology*, 88 : 319-328.
- Ledieu J., Dautrebande S. (1987)** Mesure de l'humidité des sols par réflectométrie temporelle (RDT). *bulletin du G.F.H.N.*, 22, 13-30.
- Malicki M.A., Skierucha W.M. (1989)** A manually controlled TDR soil moisture meter operating with 300 ps rise-time needle pulse. *Irrig. Sci.*, 10 : 153-163.
- Pepin S. Plamondon A.P., Stein J. (1992)** Peat water content measurement using time domain reflectometry. *Can. J. For.*, 22, 4 : 534-540.
- Reeves T.M., Smith M.A. (1992)** Time domain reflectometry for measuring soil water content in range surveys. *J. Range Manage.*, 45 : 412-414.
- Robinson M., Dean T.J. (1993)** Measurement of near surface soil water content using a capacitance probe. *Hydrological Processes*, 7 : 77-86.
- Roth C.H., Malicki M.A., Plagge R. (1992)** Empirical evaluation of the relationship between the soil dielectric constant and volumetric water content as the basis for calibrating soil moisture measurements by TDR. *J. Soil Sci.*, 3 : 1-13
- Savage M.J., Cass A. (1982)** Measurement of water potential using *in situ* thermocouple hydrometers. *In : Advances in Agronomy*, Academic Press Inc, 27 : 73-126.
- Thony J.L., Vachaud G., Vauclin M. (1988)** Analyse critique de mesures tensiométriques par capteur de pression portatif. *Bulletin du G.F.H.N.*, 24 : 37-60.
- Topp G.C., Davis J.L. (1985)** Measurement of soil water content using Time-Domain Reflectometry (TDR) : A field evaluation. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49 : 19.
- Topp G.C., Davis J.L., Annan A.P. (1980)** Electromagnetic determination of soil water content : measurements in coaxial transmission lines. *Water Resources Research*, 16, 3 : 574-582.
- Vauclin M., Vachaud G. (1978)** Bilan d'eau sur sol nu et cultivé : fiabilité des résultats. *Bulletin du G.F.H.N.*, 2 : 29-41.
- Wescor HR-33T Dew Point Microvoltmeter.** Instruction manual. 38 p
- Wescor** Water potential measurements with Wescor soil psychrometers. 6p.

Annexe 4

Détermination de l'indice foliaire de peuplements forestiers : Aspects techniques et méthodologiques.

L'indice foliaire ou LAI (Leaf Area Index) est un paramètre descriptif de la structure du couvert des peuplements, défini comme la surface foliaire par unité de surface au sol (m^2 de feuille/ m^2 de sol). L'un des facteurs biotiques majeurs de la production d'un écosystème est le LAI de la communauté. La relation entre LAI et production est évidente : le LAI fournit la surface par laquelle les échanges photosynthétiques et la transpiration se produisent. On admet généralement que le LAI d'un écosystème, forestier ou non, dépend de la composition en espèces, de la structure du couvert, de la physiologie des arbres et des facteurs climatiques. L'indice foliaire intervient aussi sur le fonctionnement hydrique du peuplement, en interceptant une partie des précipitations et en réduisant donc la disponibilité en eau dans le sol.

La variabilité inter-annuelle du LAI des peuplements feuillus peut-être importante mais est cependant mal connue. La connaissance aussi précise que possible de l'indice foliaire, tant en valeur maximale qu'en dynamique saisonnière et inter-annuelle, était indispensable dans les différents aspects de notre travail :

* dans la modélisation du bilan hydrique à l'échelle du peuplement. La mise en place des feuilles puis leur chute limitent les saisons de végétation, donc les périodes de croissance, de prélèvements d'eau et d'éléments minéraux. De plus, les deux fonctions essentielles du bilan hydrique (transpiration et interception) varient avec les fluctuations intra-annuelles de LAI. Le suivi saisonnier du LAI est donc primordial.

* dans l'analyse de l'éclaircie. Le LAI caractérise l'intensité de l'intervention de manière plus fonctionnelle que les paramètres dendrométriques classiques. L'ouverture du couvert modifie l'interception d'eau et de lumière, donc la disponibilité en eau pour le peuplement (et le sous-étage). La dynamique de réaction individuelle des arbres à l'éclaircie est par ailleurs liée à la concurrence locale.

* pour la compréhension du fonctionnement du couvert, la conductance du couvert dépendant fortement du LAI

* pour les changements d'échelle de la feuille à l'arbre puis de l'arbre au peuplement pour toutes les données (transpiration, assimilation) exprimées par unité de surface foliaire .

* dans le suivi à long terme de la vigueur du peuplement, dont le LAI est un indicateur précieux (mémoire des arrière-effets des contraintes biotiques-attaques de défoliateurs - et abiotiques - sécheresse, gelée, tempête ...)

Parmi les nombreuses techniques disponibles pour déterminer le LAI, quatre approches ont été mise en œuvre, sans distinguer les deux espèces mélangées trop intimement pour pouvoir être dissociées :

1. Ramassage de litière en pièges fixes
2. Utilisation de LAI-meters (Demon, LAI-2000)
3. Inversion de la loi d'extinction de la lumière de Beer-Lambert
4. Relations allométriques Surface d'aubier / Surface foliaire

1. Ramassage de litière en pièges fixes

Le ramassage de litière (feuilles seulement) a permis de suivre la cinétique de chute des feuilles et de déterminer l'indice foliaire maximum du peuplement atteint en fin de saison de végétation (c'est-à-dire polycyclisme compris). De 1989 à 1991, 49 pièges à litières (bacs à bords en bois de 10 cm de hauteur et fond en treillis plastifié à maille fine, permettant l'écoulement de l'eau et de surface 0.25 m²) ont été disposés systématiquement, selon une maille de 7 mètres sur 7, soit une densité de 150 pièges/ha. En 1992 et 1993, 21 bacs disposés en 3 lignes ont été utilisés dans le témoin et dans l'éclairci, afin de conserver la même densité de pièges. La litière fraîchement tombée a été recueillie une fois par semaine et séchée à l'étuve à partir de la mi-septembre de 1989 à 1993. Les récoltes ont été arrêtées fin novembre. Il ne restait généralement plus à cette date que quelques arbres ou quelques rameaux marcescents. Pour tester la variabilité interbac et l'effet du nombre de bacs sur la détermination du LAI, les litières ont été récoltées et séchées bac par bac en 1989 (49 bacs) et en 1993 (21 bacs/traitement).

Relation poids sec/surface de litière

Une relation surface foliaire en fonction du poids sec a été établie à deux reprises en 1989 (18 septembre et 23 octobre), en prélevant au hasard un échantillon de 20 feuilles dans chacun des bacs. Les surfaces foliaires de ces échantillons ont été mesurées au planimètre Delta-T Device (précision ± 0.1 cm²) puis séchées à l'étuve pendant 48 heures à 80°C. Les pesées ont été réalisées avec une précision de ± 0.1 gramme. La relation ainsi établie est la suivante :

$$SF (\text{cm}^2) = 150.3 * PS (\text{g}) + 25.7 \quad r^2 = 0.98$$

Chaque année, nous avons vérifié les caractéristiques spécifiques des feuilles en planimétrant un échantillon de 100 feuilles récoltées au hasard. La relation s'est avérée solide, puisqu'aucune variabilité significative n'a été trouvée entre les années 1989 et 1992, pourtant climatiquement contrastées. En 1993 en revanche, une nouvelle relation a dû être établie, relation unique pour les litières des arbres éclaircis et témoins :

$$SF (\text{cm}^2) = 129.6 * PS (\text{g}) - 6.2 \quad r^2 = 0.99$$

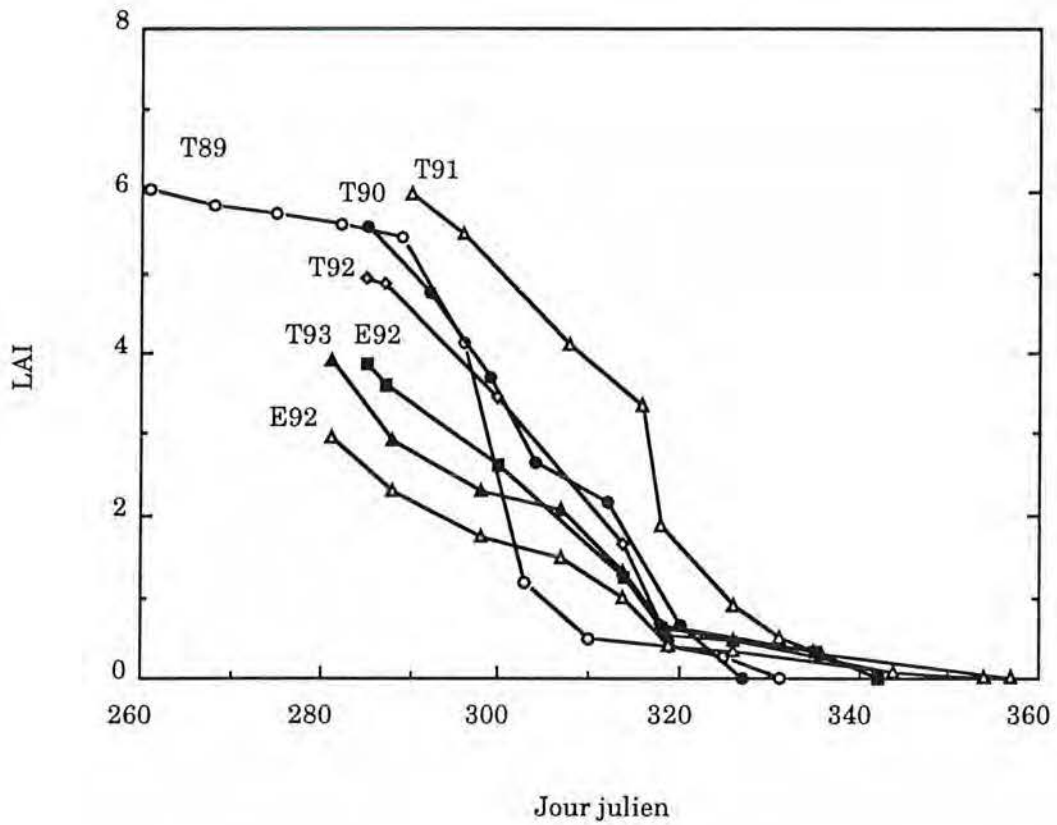


Figure 1 : Cinétiques de réduction de l'indice foliaire à l'automne, mesuré par ramassage de litières de chêne en pièges fixes au cours de 5 années d'observations. Les surfaces terrières sont de 24.6 m²/ha pour le témoin (T) et de 17.6 m²/ha dans l'éclairci (E). En 1992, les récoltes ont été perturbées par le vent (mélange de litières entre témoin et éclairci) (Champenux, P52).

Le calcul d'un LAI par bac en fin de campagne de récolte montre une variabilité assez faible entre points de récolte, les coefficients de variation sur le LAI moyen étant de l'ordre de 10%. L'éclaircie n'a pas introduit d'augmentation significative de cette variabilité (CV= 13% dans le témoin, 11% dans l'éclaircie). L'augmentation du nombre de bacs de 21 à 49 ne réduit que très peu la précision obtenue sur le LAI final (CV réduit de 12 à 9%).

La **figure 1** rassemble les cinétiques de chute des feuilles suivies au cours de 5 années d'observation. Le début des chutes de feuilles est toujours à peu près synchrone d'une année sur l'autre. La forme des courbes dépend des caractéristiques climatiques de l'automne, en particulier du vent, des brouillards et des gelées qui accélèrent la chute et diffèrent plus ou moins la date à laquelle l'ensemble des feuilles est tombé. Signalons enfin que le chêne garde parfois des feuilles marcescentes, en particulier sur les gourmands, nécessitant la poursuite du ramassage assez tard dans l'hiver. Ce phénomène semble assez variable d'une année sur l'autre.

2. LAI-meters portables

Warren Wilson (1959, 1960, 1963) a développé une méthode de calcul de l'indice foliaire d'une couche de végétation à partir de "points quadrats" inclinés. En enfonçant dans la culture une aiguille inclinée sur l'horizontale suivant un angle donné, il est possible de mettre en relation le nombre de contacts aiguille/feuille avec l'indice foliaire dans une couche horizontale. Le principe appelé "gap frequency" consiste donc à déterminer la probabilité que la sonde traverse une couche de végétation d'épaisseur connue de haut en bas sans rencontrer d'obstacle végétal. Ce type de mesure n'a que peu été utilisé mais son intérêt est historique. En effet, tous les appareils récents spécifiquement conçus pour mesurer l'indice foliaire (LAI-meter) utilisent ce principe, mais ont remplacé la sonde métallique (aiguille) par le rayonnement solaire, transformant la mesure mécanique en une mesure optique. Nous avons testé deux de ces appareils utilisant le principe du "gap fraction" avec le rayonnement solaire comme sonde : le Demon et le LAI-2000.

2.1. Demon (CSIRO, Australie)

La surface projetée des feuilles et des autres parties des arbres a été calculée régulièrement au cours des saisons 1992 et 1993 dans les traitements témoin et éclairci à partir de mesures de pénétration du rayonnement direct à travers le feuillage (Lang *et al.*, 1985, Lang et Xiang, 1986). Le Demon, LAI-meter portable développé par le CSIRO (Lang, 1986, 1987, 1991), mesure l'énergie lumineuse du rayonnement direct du soleil

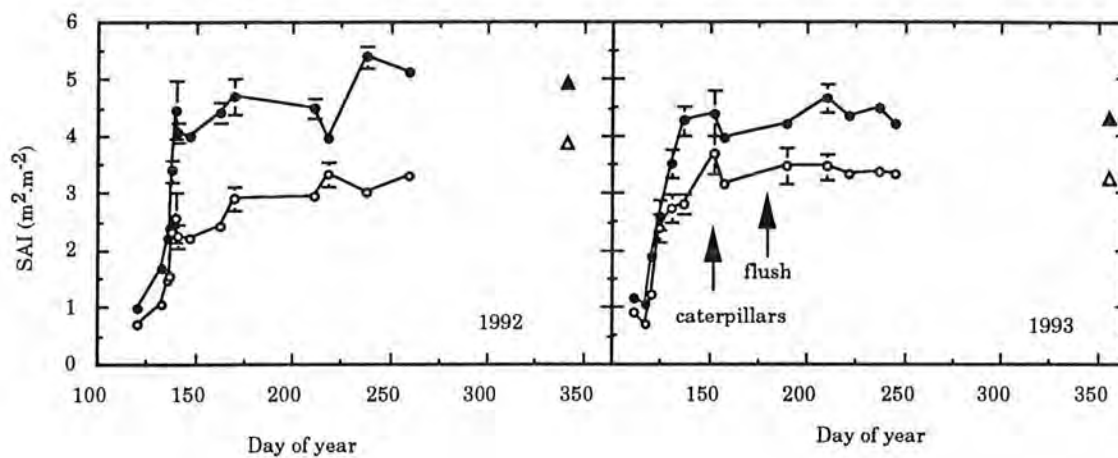


Figure 2 : Suivi saisonnier de l'indice de surface (SAI, feuilles + bois) d'un perchis de chêne témoin ou éclairci au cours de deux saisons après éclaircie (intervention réalisée en février 1992) mesuré au Demon. Les triangles représentent l'indice foliaire maximal mesuré par ramassage de litières. D'après Bréda *et al.*, 1994.

(longueurs d'onde filtrées sur 430 nm) à haute fréquence (30 Hz) pendant une période de 34 secondes, au cours de laquelle l'instrument est déplacé à pied le long d'un cheminement (environ 20 m. de long) à travers la forêt. Chaque observation dans le peuplement nécessite un jeu de 1024 comptages. Toute la superficie de chaque traitement a été parcourue en 8 cheminements aléatoires et perpendiculaires à l'ombre projetée des troncs. L'acquisition des données a été effectuée lors de journées bien ensoleillées (rayonnement direct) et sans vent. Trois passages par journée de mesure ont été réalisés à 8h TU, 10 h TU et 12 h TU environ, de manière à couvrir une gamme d'angles d'inclinaison du soleil de 25-30° à 55-65° environ (selon la date dans l'année). Cette gamme d'angles a été limitée par la hauteur du peuplement et la taille des placeaux échantillonnés, ainsi que la latitude du site : la gamme théorique d'angles est de 23 à 69° (latitude $48^{\circ}44 \pm 23^{\circ}$). En début et en fin de chaque série de cheminements, une mesure de référence a été prise en plein découvert (sur une route forestière à 30m).

Le couvert n'étant pas uniforme et présentant même des trouées dans le traitement éclairci, l'estimation du LAI a été faite selon la procédure décrite par Lang et Xiang (1986), qui consiste à calculer le logarithme des transmittances moyennes du couvert sur de courts intervalles et à faire la moyenne de ces logarithmes sur toute la longueur du transect. Les paramètres utilisés dans ce calcul de moyenne ont été fixés à 4 et 6.

L'angle du soleil par rapport à la verticale au moment de la mesure est calculé par le programme de traitement à partir de la longitude et de la latitude du site d'étude, fuseau horaire et enfin de l'heure de mesure. L'indice foliaire (LAI 1) a été déterminé à partir de la relation empirique entre la droite tracée au point de contact κ à partir des mesures de transmittance comme fonction de l'angle du soleil θ par rapport à la verticale, avec :

$$\cos \theta = \sin(\text{latitude}) * \sin(\text{déclinaison}) + \cos(\text{latitude}) * \cos(\text{déclinaison}) * \cos(\text{angle horaire})$$

$$\text{Contact Number } \kappa : \kappa = -\cos \theta \log_e(\text{transmittance})$$

Un exemple de suivis saisonniers d'indice foliaire réalisé au Demon est donné par la **figure 2**. Les mesures ont été effectuées lors de la première (1992) et de la deuxième (1993) saison après l'éclaircie. Les écart-types ne sont pas plus importants au printemps ni dans le traitement éclairci malgré la présence de discontinuités du couvert (gap canopies). Ceci confirme les qualités de fonctionnement du Demon dans les couverts discontinus.

2.2. LAI-2000 (Li-Cor Inc., Lincoln, Nebraska)

Nous n'avons disposé de cet équipement qu'à partir de 1993, aussi avons nous utilisé l'appareil de manière ponctuelle (pas de suivi saisonnier) et principalement dans des utilisations complémentaires à celles du Demon, telle la détermination d'indices

locaux (voir Bréda *et al.*, 1994). Le système utilise un capteur de lumière fisheye qui mesure le rayonnement simultanément dans 5 secteurs angulaires autour du zénith. Le capteur consiste en 5 photodiodes dont les surfaces actives sont disposées en anneaux concentriques. L'image de ces vues hémisphériques est projetée sur l'un des 5 anneaux, permettant chacun de mesurer le rayonnement dans une bande d'angles solaires donnée. Un filtre optique restreint les radiations transmises à <490 nm, ce qui minimise la contribution de la lumière diffusée par le feuillage. La mesure de référence a été prise avec le même capteur au-dessus du couvert (plancher supérieur de l'échafaudage de la cuve, 17.5 m.) en début et en fin d'acquisition. Afin de masquer l'opératrice, les effets de bordure et en raison de la petite dimension des placeaux (0.15 ha environ) et de la hauteur des arbres (16 m), nous avons utilisé un cache de 3/4. Nous avons travaillé au lever du jour, typiquement après la mesure de potentiel de base. La mesure étant ponctuelle, l'échantillonnage pour la mesure du LAI de chaque traitement (LAI peuplement) est déterminant ; il s'est fait selon une maille régulière fixe, matérialisée sur le terrain (pluviomètres), comportant 21 points de mesure répartis en trois lignes, dans chaque traitement. Les valeurs d'indice foliaire déterminées le 3 septembre 1993 (jj 246) ont été de 3.94 ± 0.09 pour le témoin et de 2.80 ± 0.07 pour l'éclairci. Les calculs ont été réalisés en ne conservant que 4 des 5 anneaux (élimination du 5^e anneau) de manière à éliminer les effets de bordure entre traitement.

3. Inversion de la loi d'extinction de la lumière de Beer-Lambert

L'indice foliaire a été calculé à partir des mesures d'interception du rayonnement par inversion de la loi d'extinction de la lumière de Beer-Lambert (Monzi et Saeki, 1953, Jarvis et Leverenz, 1983, Vose and Swank, 1990) :

$$R_g = R_{g_0} * e^{-k * LAI} \quad \text{d'où :} \quad LAI = - 1/k * \log (R_{g_0}/R_g)$$

avec R_g = Rayonnement global sous couvert
 R_{g_0} = Rayonnement global incident au dessus du couvert
 LAI = indice foliaire
 k = coefficient d'extinction

Le rayonnement relatif a été mesuré en continu au pas de temps semi-horaire de mi-avril à septembre ou octobre, de 1990 à 1993. Le rayonnement global (R_{g_0}) a été mesuré à 1 m au-dessus du couvert par un pyranomètre (Kipp en 1989 et 1990 puis Cimel de 1991 à 1993). Le rayonnement transmis sous couvert (R_g) a été enregistré par des thermopiles linéaires (modèle INRA, Baldy *et al.*, 1973) fixées horizontalement à 1.50 m au dessus du sol. Le coefficient d'étalonnage de chacune des thermopiles a été déterminé par comparaison avec des mesures au pyranomètre Kipp (Combres *et al.*, 1970). Trois thermopiles en disposition triangulaire (couvrant toutes les orientations) dans le traitement témoin et une ligne de 6 thermopiles parallèles entre elles et orientées E/W

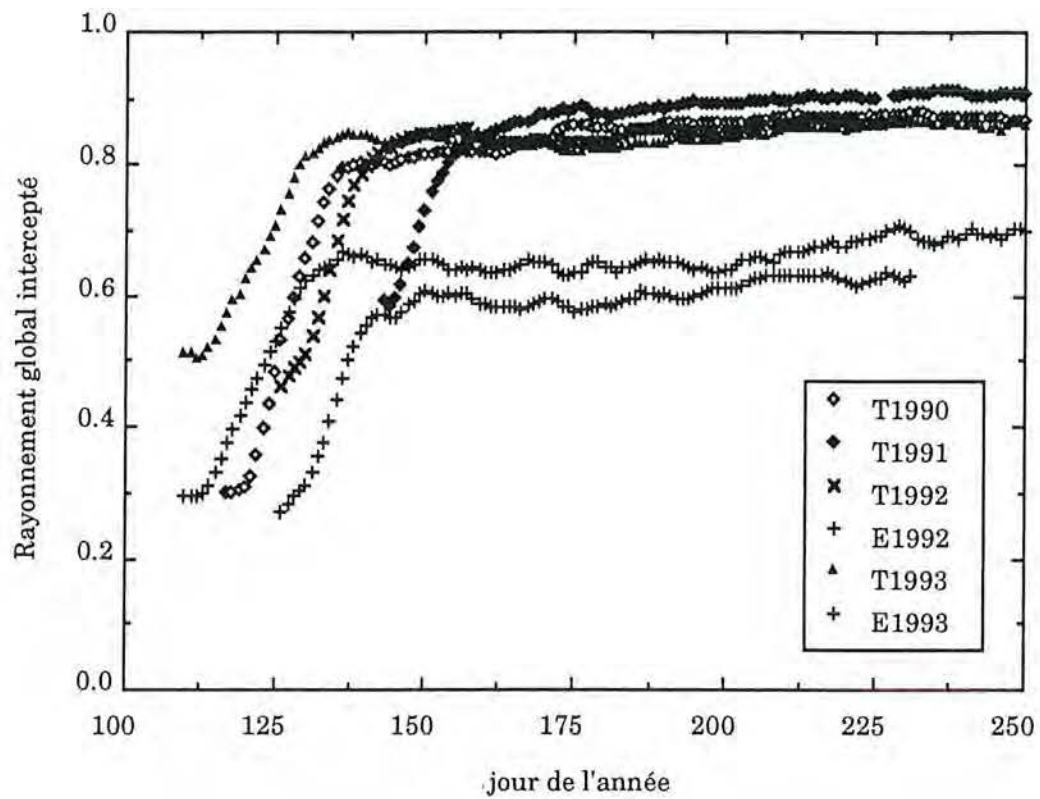


Figure 3 : Evolution saisonnière de l'interception du rayonnement global mesuré avec des thermopiles sous couvert et un pyranomètre au-dessus du peuplement, au cours de 4 années d'étude dans un perchis de chêne dense (T) ou éclairci (E) (Champenois, P52).

dans le traitement éclairci en 1992 et 1993 ont été installées. L'interception du rayonnement a été calculé par la formule : $In = 1 - (Rg/Rg_0)$, le ratio Rg/Rg_0 , étant la transmittance. La **figure 3** rassemble les interceptions enregistrées au cours des différentes saisons. Les données de 1989 n'ont pas été reportées, les thermopiles étant placées à la base des couronnes vivantes, les résultats n'étaient pas comparables avec les mesures des autres années.

Le coefficient d'extinction k a été déterminé indépendamment sur le site expérimental par conditions d'éclairement diffus (ciel uniformément couvert) en mesurant Rg , Rg_0 et en déterminant l'indice foliaire par une méthode indépendante (Gazarini *et al.*, 1990). Les mesures journalières de rayonnement ont été triées sur le rayonnement diffus, calculé comme le préconise de Jong, cité par Spitters *et al.* (1986). En fin de saison, nous avons utilisé les valeurs de LAI fournies par ramassage de litières (tableau I).

Année	Transmittance*	LAI maximum	k (extinction)
1990	0.13 (0.004)	5.56 (-)	0.37
1991	0.10 (0.011)	5.97 (-)	0.39
1992 Témoin	0.13 (0.006)	5.11 (-)	0.40
1993 Témoin	0.17 (0.012)	4.25 (0.55)	0.46
1992 Eclairci	0.35 (0.017)	3.30 (-)	0.32
1993 Eclairci	0.35 (0.021)	3.15 (0.35)	0.33

Tableau I : Variabilité inter-annuelle du coefficient d'extinction k d'un perchis de chêne sessile (Champenois, P52), calculé à partir de la transmittance minimale (Rg/Rg_0) en un point fixe du peuplement (thermopiles) et de l'indice foliaire mesuré en fin de saison par ramassage de litières. $k = (-1 / LAI) * \ln Rg/Rg_0$

* valeur moyenne et écart-type du 1 au 15 septembre (jj 244 à 258)

On constate : (1) variabilité de k entre les saisons ; (2) un effet net de la modification du couvert induite par l'éclaircie sur k .

Pour étudier les variations de k en cours de saison, en particulier au printemps, nous avons calculé k pour chaque valeur de LAI-Demon, Rg et Rg_0 étant mesuré lors de la journée couverte la plus proche. Nous avons utilisé une valeur moyenne journalière de Rg , Rg_0 calculée entre 4h30TU et 18hTU, plage horaire pendant laquelle nous n'avons pas mis en évidence de variation sensible de k . Le coefficient d'extinction k calculé au cours de saisons 1992 et 1993 diminue lorsque que l'indice foliaire augmente (**figure 4**).

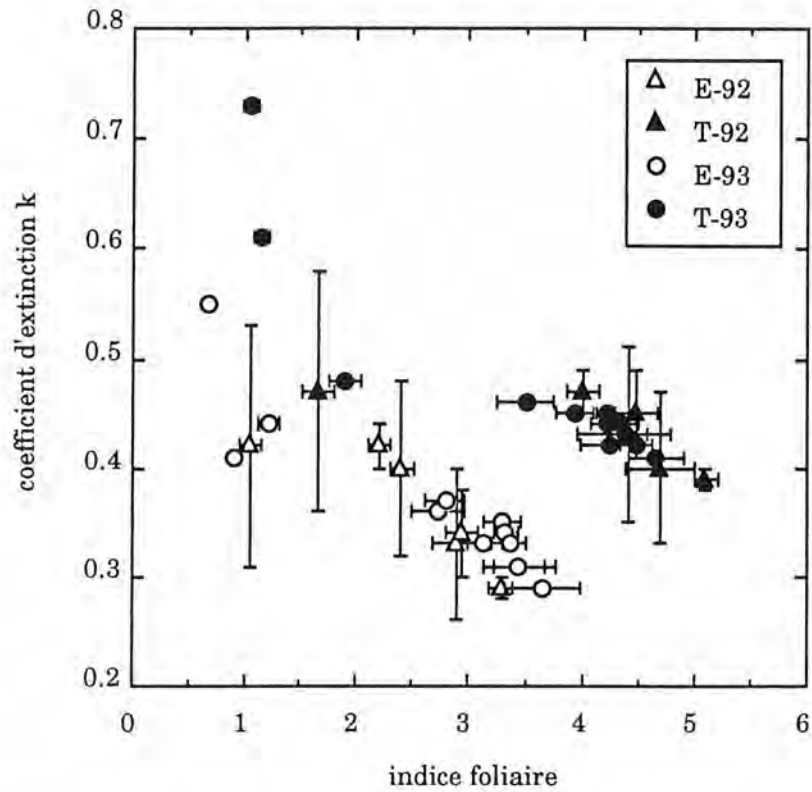


Figure 4 : Relation entre le coefficient d'extinction (k) et l'indice foliaire mesuré au Demon dans un perchis de chêne témoin et éclairci. Chaque point correspond à une mesure d'indice foliaire au cours de la saison (1992 : triangles, ou 1993 : ronds) k a été calculé à partir de mesures d'interception du rayonnement global.

Deux relations se dégagent pour le témoin et pour l'éclairci, tandis que les deux années ne se distinguent pas.

Remarque : les techniques utilisant les lois d'interception de la lumière (LAI-meters portables ou mesures de rayonnement) fournissent un indice de surface comprenant non seulement les feuilles (LAI sens strict) mais aussi un indice bois (LAI₀ : tronc, branches). Le terme d'indice de surface (SAI, surface area index) sera préféré, avec : $SAI = LAI + LAI_0$

4. Relations allométriques

Cette méthode destructive, longue et fastidieuse pour les arbres adultes, consiste à établir des relations entre la surface foliaire de chaque arbre échantillonné avec un paramètre facile à mesurer tel un diamètre (à 1,30m ou à la base de la couronne vivante) ou plus rarement avec la section d'aubier (Waring *et al.*, 1977, Rogers and Hinckley, 1979, Granier, 1981, Oren *et al.*, 1986). De la qualité de l'échantillonnage dépendra la précision de l'estimation à l'échelle du peuplement (choix des arbres abattus, de la période d'abattage pour les arbres à croissance rythmique, inventaire précis du peuplement ...). Cette approche directe est considérée comme la méthode de référence à laquelle sont confrontées les techniques indirectes (Bidlake and Black, 1989, Boldstad and Gower, 1990, Garzini *et al.*, 1990, Burton *et al.*, 1991). Toutefois, la mesure directe de la surface foliaire de chaque arbre (par planimétrie) n'étant pas envisageable, on est amené à travailler en poids sec de feuilles, comme pour les litières. La détermination de la masse surfacique doit donc être aussi précise que possible, et peut distinguer des types de feuilles selon leur position dans la couronne (feuilles de lumière et gourmands).

En fin d'expérience, un échantillon de 9 arbres (3 témoins et 6 éclaircis) a été abattu ou défolié sur pied pour les arbres accessibles depuis les échafaudages, puis compartimenté (séparation des feuilles de houppier et de gourmands). La récolte de feuilles s'est étalée du 27 septembre au 8 octobre 1993. Le diamètre à 1.30 m a été mesuré, ainsi que la largeur d'aubier soit sur rondelle pour les arbres abattus, soit sur carottes pour les autres. Les masses surfaciques, déterminées par planimétrie (même protocole que pour les litières), sont résumées dans le **tableau II**. L'extrapolation de la relation à l'échelle du peuplement nécessite un inventaire précis et une relation diamètre/SA. L'histogramme de répartition du nombre de tiges par classe de diamètre de 10 mm a été réalisé à partir de l'inventaire de février 1992 et la relation circonférence / surface d'aubier. Une relation unique pour les deux traitements a été établie :

$$SF (m^2) = 0.42 * SA (cm^2) - 2.384 \quad n = 9 \quad r^2 = 0.91$$

Figure 5 : Relation entre indice foliaire mesuré au Demon et interception du rayonnement global ($1 - R_{go}/R_g$) mesuré avec des thermopiles linéaires, établie lors de l'augmentation saisonnière de l'indice foliaire dans un perchis de chêne dense et éclairci (données 1991, 1992 et 1993, Champenoux, P52). La courbe d'extinction du rayonnement a été reportée pour un coefficient d'extinction de 0.42.

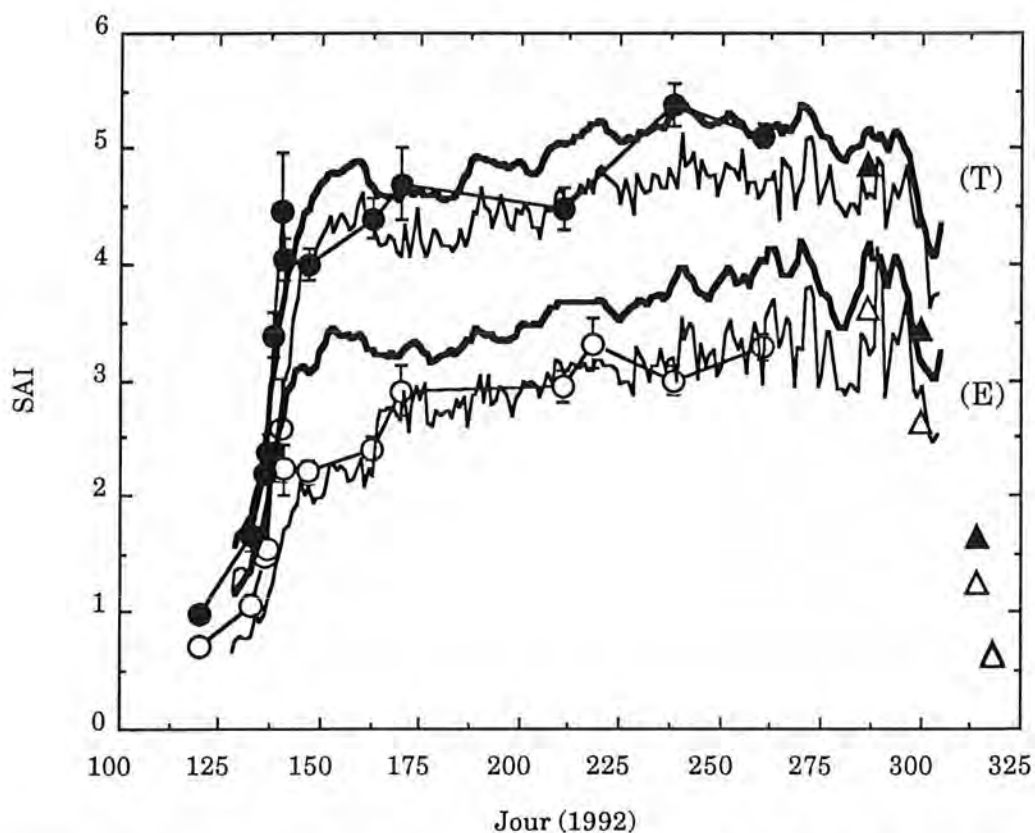
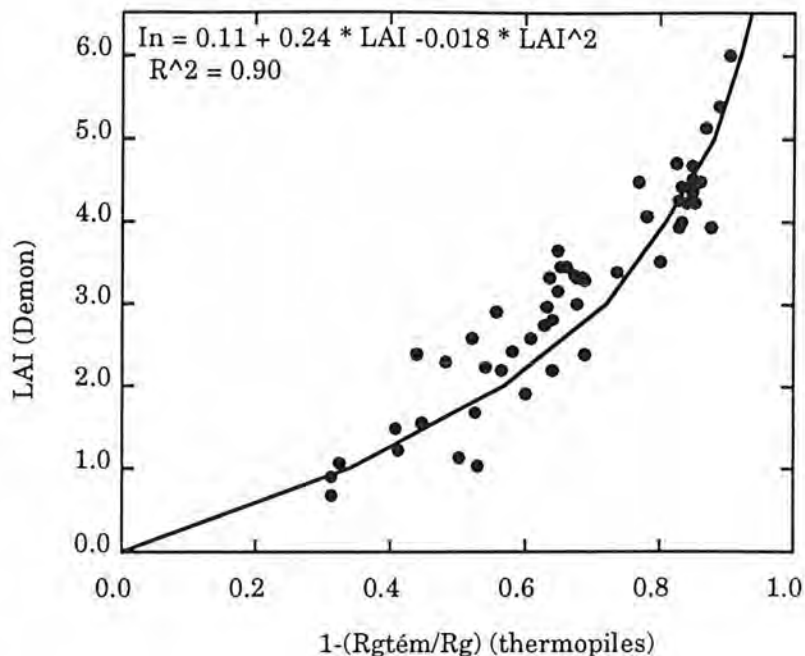


Figure 6 : Comparaison de mesures d'indice de surface réalisées au Demon (gros ronds) ou à partir de mesures d'interception du rayonnement global. Dans ce cas, le calcul a été fait soit avec une valeur de k moyenne pour toute la saison (trait gras) ou avec deux valeurs de k , pour une meilleure représentation de la montée en puissance du LAI au printemps. Exemple de perchis de chêne, traitements témoin (T), symboles pleins, et éclairci (E), symboles ouverts. Les mesures directes de LAI par ramassage de litières sont reportées (gros triangles). (Champenoux, P52)

L'extrapolation à l'échelle du peuplement de cette relation fournit des indices foliaires de 4.66 pour le témoin et de 3.67 pour l'éclairci.

	Eclairci	Témoin
Houppier	93.4	123.6
Gourmand	117.7	155.5
Litières	127.2	127.3
Litières 1991	-	156.3

Tableau II: Poids spécifique moyen de feuilles (g.m^{-2}) vertes de chêne sessile récoltées en fin de saison (septembre à début octobre) et sur litières échantillonnées tous les 8 jours au cours de la chute des feuilles (octobre-novembre).

A partir de ces indices foliaires, un coefficient d'extinction pour chaque traitement peut être calculé, de manière à fournir une détermination indépendante unique permettant de calculer le LAI de chaque année à partir des mesures d'interception de rayonnement global.

Autres résultats

Relation indice foliaire - interception du rayonnement

En reportant pour chaque mesure de Demon (1992 et 1993) la valeur d'interception de la journée couverte la plus proche (**figure 5**), nous avons pu établir une relation polynomiale du second degré permettant de calculer l'indice foliaire connaissant l'interception du rayonnement. Le point de fin de saison 1991 (litières) a également été pris en compte dans la relation.

$$\text{LAI} = 1.79 * \text{In} + 4.26 * \text{In}^2 \quad r^2=0.89$$

Les différences entre traitements ne sont pas significatives. La valeur maximale que peut atteindre l'indice foliaire apparaît égale à 6, ce qui a été expérimentalement confirmé par ramassage de litières.

Inversion de la loi de Beer

Ayant déterminé les valeurs de k, nous avons pu recalculer l'évolution saisonnière de l'indice foliaire à partir des mesures d'interception du rayonnement. En utilisant la valeur de k déterminée en fin de saison, les valeurs de LAI calculées par inversion de la loi de Beer sont comparables aux mesures réalisées au Demon (**Figure 6**), sauf lors de la phase de croissance rapide au printemps, où les mesures donnent des indices foliaires plus forts (12% dans le traitement éclairci) que le calcul (sous-estimation par la loi de Beer). L'utilisation de deux valeurs de k, l'une au printemps et l'autre pendant la phase

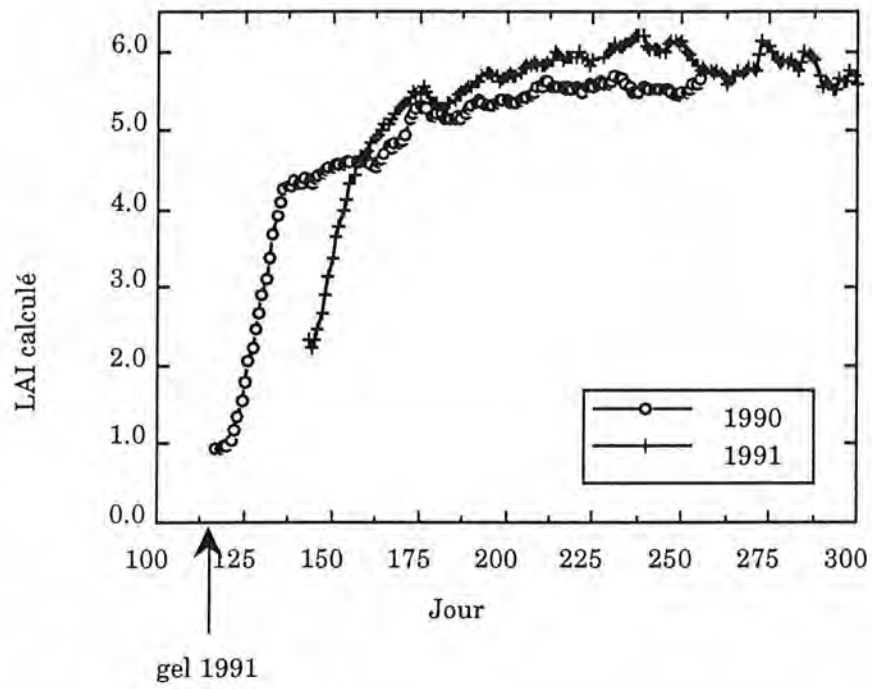


Figure 7 : Courbes d'indice foliaire calculé par inversion de la loi de Beer, k étant déterminé à partir du LAI maximal de fin de saison (litière). Données 1990 et 1991, perchis de chêne dense (Champenois, P52).

stable de LAI, permet une meilleure représentation de la mise en place de l'indice foliaire (LAI thermopiles et LAI Demon sont significativement comparables).

En utilisant cette méthode, nous avons pu calculer les évolutions saisonnières de LAI pour chaque année, et en particulier en 1990 et 1991 où nous ne disposions pas du Demon. Ainsi, nous avons pu constater que, malgré le gel de printemps en 1991 et le retard qu'il a induit sur la montée en puissance du LAI, la valeur de LAI maximal n'a pas été affectée (**figure 7**) : le calcul confirme la valeur donnée par les litières.

Comparaison des trois estimations d'indice foliaire (Demon, litières, Beer)

Le **tableau III** rassemble les valeurs de LAI maximal atteint en fin de saison, mesurées directement par ramassage de litière, et les valeurs de SAI calculées à partir des mesures d'interception du rayonnement, et déterminées par le Demon. Quatre années sont représentées, dont deux avec témoin et éclairci. En considérant chaque année comme une répétition, les valeurs de LAI et de SAI sont en moyenne statistiquement comparables (à 95%) aussi bien dans chaque traitement que tous traitements ensemble.

Année	traitement	LAI	SAI	SAI ₁	SAI ₂
		litières	Demon	thermopiles	thermopiles
1990	témoin	5.56 (-)	non mesuré	5.36 (0.09)	5.50 (0.09)
1991	témoin	5.97 (-)	non mesuré	6.23 (0.28)	5.97 (0.27)
1992	témoin	4.91 (-)	5.11 (0.11)	5.39 (0.12)	5.24 (0.06)
1993	témoin	4.25 (0.55)	4.21 (0.09)	5.16 (0.23)	4.65 (0.07)
1992	éclairci	3.86 (-)	3.29 (0.11)	3.67 (0.17)	3.87 (0.09)
1993	éclairci	3.14 (0.35)	3.30 (0.17)	4.20 (0.25)	3.61 (0.06)

Tableau III : Comparaison des indices foliaires (LAI) d'un perchis de chêne sessile (Champenoux, P52) atteints en fin de saison, déterminés par ramassage de litières, et des indices de surfaces (SAI) établis par mesure au Demon et par inversion de la loi de Beer, utilisant deux estimations de k : SAI₁ : k unique par traitement (0.30 dans l'éclairci, 0.40 dans le témoin) déterminé indépendamment à partir des indices foliaires déterminé par relations allométriques ; SAI₂ : k déterminé chaque année en fin de saison à partir du LAI maximum litières ; moyenne et écart-type entre parenthèses ; (-) écart-type ne pouvant pas être calculé

Comparaison des 5 estimations de LAI réalisées en 93 dans deux parcelles de chêne

En 1993, toutes les techniques citées ont été mises en œuvre dans les deux parcelles du perchis de chêne, témoin et éclairci. Le **tableau IV** montre une bonne cohérence entre

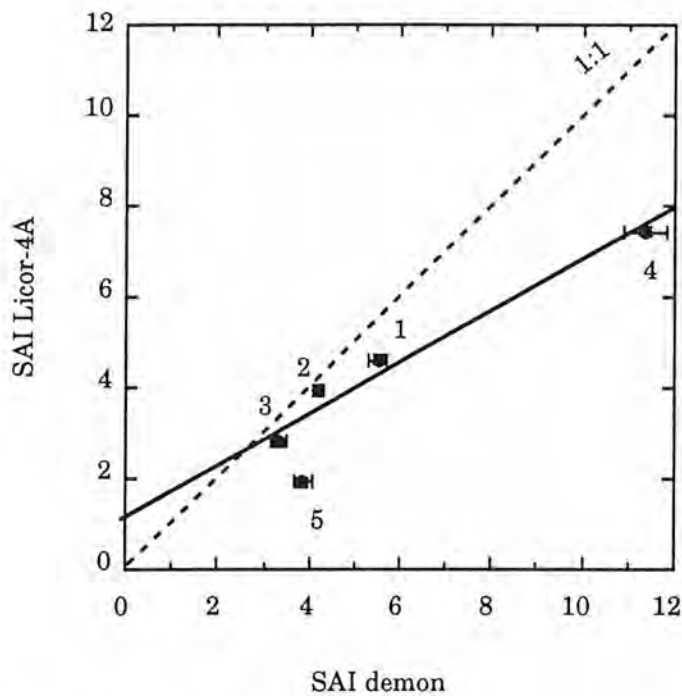


Figure 8 : Comparaison d'indices de surface déterminés au LAI-2000 et au Demon dans 3 parcelles de chêne en forêt de Champenoux (1: gaulis, P53, 2: perchis dense, 3 : perchis éclairci P52) et dans 2 parcelles d'épicéa en forêt d'Amance (4 : témoin et 5 : éclairci).

$$\text{SAI licor} = 0.73 + 0.60 * \text{SAI Demon} \quad r^2 = 0.88$$

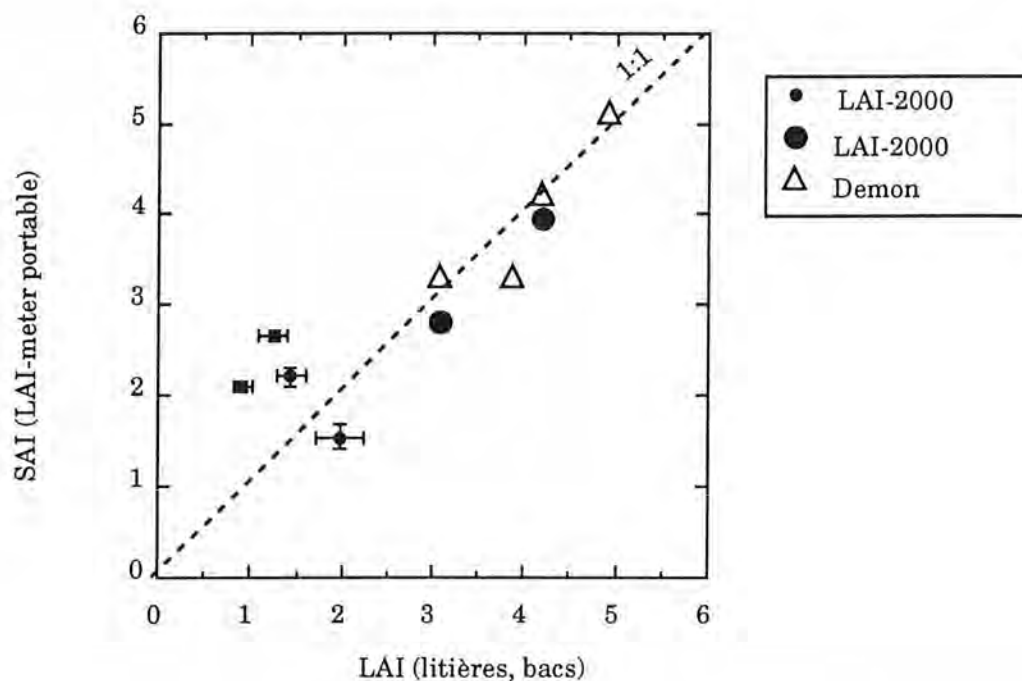


Figure 9 : Comparaison d'indices de surface (SAI) déterminés au LAI-2000 (calcul avec 4 anneaux) ou au Demon avec les mesures directes d'indice foliaire (LAI) par ramassages de litières. Les gros symboles ont été obtenus en fin de saisons 1992 et 1993 dans chaque parcelle (témoin et éclairci). Les petits symboles correspondent à deux mesures dans chaque traitement au cours de la chute des feuilles.

les estimations. Toutefois, la valeur fournie par le LAI-2000 et calculée à partir de 4 anneaux est systématiquement la plus faible de toutes les estimations.

1993	Témoin	Eclairci
Litières (LAI)	4.25 (0.55)	3.15 (0.35)
Demon (SAI)	4.21 (0.09)	3.30 (0.17)
LAI-2000 (3 sept 93) (SAI) 4 A	3.94 (0.09)	2.80 (0.07)
Inversion loi de Beer (SAI)	4.65 (0.07)	3.61 (0.06)
Relation allométrique (LAI)	4.66 (-)	3.67 (-)
Moyenne et écart-type	4.35 (0.31) cv=7%	3.32 (0.34) cv=10%

Tableau IV : Indices foliaires déterminés par différentes techniques dans un perchis de chêne sessile témoin et éclairci en fin de saison 1993 (Champenoux, P52). Valeur moyenne et écart-type entre parenthèses ; (-) écart-type ne pouvant pas être calculé

Comparaison LAI-2000 (Licor) et Demon

La comparaison des deux LAI-meters ne peut pour l'instant porter que sur 5 points : 3 dans du chêne, (perchis dense, perchis éclairci, gaulis) et 2 dans de l'Epicéa (témoin et éclairci). La relation (**figure 8**) indique des SAI toujours plus faibles au Licor. L'écart le plus important est observé dans le peuplement où l'indice foliaire est le plus fort.

Comparaison LAI-meters et litières

La **figure 9** rassemble d'une part des indices foliaires maximum et des indices foliaires réduits par la chute des feuilles en 1993, tous étant mesurés à l'échelle du peuplement. La corrélation est bonne, bien que les points obtenus lors de la chute des feuilles soient un peu plus dispersés. Les SAI Demon et Licor reportés sont bruts, c'est-à-dire que le LAI₀ (indice bois) n'a pas été pris en compte.

Sensibilité des techniques

Les relations allométriques ne permettent pas de mettre en évidence les variations inter-annuelles. L'inventaire n'est réalisé qu'en notation "vivant" ou "mort" et ne prend pas en compte la vigueur des couronnes. Un inventaire plus précis quant à l'aspect des houppiers des arbres pourrait permettre d'affiner la sensibilité de cette approche.

Les vagues de croissances n'apparaissent pas clairement, ni par les mesures du Demon, ni par les enregistrements continus de rayonnement. Ceci est sans doute davantage dû à l'hétérogénéité d'apparition des vagues de croissance entre les individus qu'à un manque de sensibilité des approches. En effet, une augmentation légère mais continue est observée tout au long de la saison.

La défoliation provoquée par les chenilles en 1993 est surtout visible sur les enregistrements continus du rayonnement, mais apparaît également sur les évolutions mesurées au Demon. La réduction de LAI a été estimée à $0.5 \text{ m}^2/\text{m}^2$.

DISCUSSION-CRITIQUE

Les valeurs de LAI litières dans le peuplement témoin s'échelonnent de 3.8 à 6.0 (m^2 de feuille par m^2 de sol), valeur maximale plus élevée que celles indiquées par la littérature pour des peuplements de chêne, comprises entre 3 et 5.5 (Carlisle *et al.*, 1965, Grulois, 1968, Ducrey, 1973, Nizinski, 1986 Kruijt, 1989, Wang *et al.*, 1992). Cependant, nous n'avons trouvé aucune référence dans des peuplements jeunes d'une densité comparable à la nôtre. Notons que cette valeur maximale de 6.0 est retrouvée par la relation $\text{LAI}=f(\text{In})$. La relation $\text{LAI}=f(\text{In})$ n'est pas linéaire et traduit la loi de Beer : l'interception du rayonnement augmente de manière exponentielle avec le LAI jusqu'à un maximum de 6.0. Le même résultat est rapporté par Smith (1991, 1993) pour du Douglas, avec un LAI maximal de 10.0. En revanche, une relation linéaire a été obtenue expérimentalement par défoliation progressive de *Citrus* (Jahn 1979), mais le LAI avait été calculé à partir de relations allométriques. La même constatation est faite par Vose et Swank, (1990) : la relation entre transmittance (Q_i/Q_0) et LAI cumulé dans le couvert est linéaire, contrairement à ce que prédit la loi de Beer ; la linéarité a été ici attribuée à des trous dans le couvert qui ne sont pas pris en compte dans l'estimation du LAI cumulé.

Les mesures réalisées au Demon et au Licor fournissent des estimations d'index de surface totale (SAI = Surface Area Index) incluant troncs, branches et feuilles. Les contributions de chacun (tronc, branches, feuilles) sont linéairement additives (Lang, comm. pers.). Cela signifie que la mesure initiale en début de saison (LAI₀) devrait être soustraite de chacune des mesures au cours de la saison (en supposant que l'accroissement du bois soit négligeable) pour avoir une meilleure estimation de l'indice foliaire. Lang *et al.*, (1991) ont quantifié la part respective de ces différents compartiments dans un peuplement de *Pinus contorta* : 85,8% pour les aiguilles vertes, 7,6% pour les aiguilles mortes, 5% pour les branches et 1,6% pour les troncs. Dans une autre étude, Lang *et al.*, (1992) ont déterminé un coefficient de 0.86 entre le LAI direct (planimètre) et le LAI transmittance (Demon) sur *Eucalyptus grandis*. Gholz *et al.* (1991) ont estimé que le bois (tronc + branches) représentait un LAI équivalent à 0.30 dans un peuplement de pins. Sur des chênes (*Quercus robur*) âgés de 45 ans, Kruijt (1989) a estimé à partir de profils verticaux un indice de surface non foliaire à 0.48 et un indice foliaire de 3.80, les branches et tronc représenteraient donc 12% de l'indice arbre. Dans notre travail, les écarts entre mesures directes de LAI (litières) et indirectes de SAI

(transmittances) sont minimales (voir **figure 9** et **tableau III**) et en tout cas très nettement inférieure au LAI₀ (0.67 à 0.71 pour l'éclairci, 0.98 à 1.04 pour le témoin). Ce paramètre LAI₀ ne semble donc pas additif de façon linéaire tout au long de la saison pour le chêne, mais son importance varierait inversement avec le LAI. Lorsque le LAI est maximal, le LAI₀ deviendrait négligeable, les feuilles masquant une grande partie des branches et interceptant le rayonnement avant que celui-ci n'atteigne les troncs. Un coefficient de passage de SAI à LAI serait alors plutôt de la forme $LAI_i = SAI * LAI_i/LAI_0$

Contrairement aux observations Smith, (1993) qui comparait le LAI de parcelles de densités différentes, nos écart-types sur le LAI mesuré au Demon ne sont pas plus grands aux faibles valeurs de LAI au cours de notre suivi saisonnier. Nous attribuons cette différence à la bonne prise en compte des effets de trouées par le Demon, particulièrement dans le traitement éclairci. L'intégration de la mesure sur des cheminements longs et l'acquisition haute fréquence des données par l'appareil, ainsi que le calcul par moyennes logarithmiques permet un bon échantillonnage des trouées (Lang *et al.*, 1985, Lang et Yueqin, 1986), plus difficile à réaliser de manière ponctuelle avec un Ceptomètre, appareil utilisé par Smith (1993).

Nous avons calculé des coefficients d'extinction k entre traitement à structure fermée (témoin) ou discontinue (éclairci), aussi bien comparativement aux mesures Demon que litières. k apparaît lié à la structure du couvert et à l'indice foliaire, ce que Smith (1993) a également décrit sur du Douglas en comparant des placeaux de LAI différents. Pour un indice foliaire donné, le coefficient d'extinction est plus faible dans le traitement de faible densité (voir figure 4), et ceci en raison des trouées. En revanche, (Cutini, 1993) ne met pas en évidence de différence de k entre parcelles témoin et éclaircie de *Quercus cerris* ; il conclut que l'utilisation d'un seul coefficient permet de bonne estimation de LAI, comparativement à une estimation litières. Il semble que l'éclaircie dans cette étude, bien que forte en nombre de tiges (densité réduite de 75%), ait été martelée "par le bas", la surface terrière restant à 66% du témoin. Ce type d'éclaircie n'a vraisemblablement pas introduit de trouées, ce qui pourrait expliquer la valeur unique de k .

Les coefficients d'extinction calculés ici sont plus faibles que ceux trouvés par Grulois (1969) (0.58) et se rapprochent de celles de Cutini (1993) Ce dernier auteur souligne l'importance de préciser la gamme de longueur d'onde utilisée pour la détermination de k . En effet, les feuilles présentent une plus faible réflectance et transmittance dans la gamme de PAR que dans le proche IR. C'est ainsi qu'il trouve dans des peuplements de *Quercus cerris* des valeurs de k de 0.56 à partir de mesures au Ceptomètre (PAR 400-700 nm) ou seulement de 0.38 par solarimètre (300-3000 nm). Cette valeur est plus proche des

nôtres, également déterminées dans la gamme de longueurs d'onde du rayonnement global. Turton (1985) et Smith (1993) montrent qu'un seul coefficient d'extinction utilisant la loi de Beer ne peut pas être utilisé efficacement pour prédire soit l'interception de la lumière (ou à l'inverse sa pénétration) soit l'indice foliaire de peuplements résineux contrairement aux propos de Jarvis et Leverenz (1983) ou de Pierce et Running (1988). Ces auteurs indiquent un coefficient d'extinction moyen pour les feuillus de 0.47 ± 0.13 . Ceci conduit à une sous-estimation du LAI, que nous avons également retrouvée au printemps, en raison essentiellement du non respect de l'hypothèse de distribution aléatoire du feuillage dans le couvert. En effet, au printemps, les allongements des pousses n'étant pas achevés, les feuilles restent groupées en bouquets.

Quelques conclusions et remarques peuvent être formulées :

(1) Les méthodes directes (litières et relations allométriques) sont les seules à fournir réellement un indice foliaire (LAI) alors que les méthodes indirectes (transmittances) fournissent un indice de surface (SAI). Toutefois, cette différence théorique se révèle à l'usage faible et les différences entre SAI et LAI maximum ne sont pas significatives.

(2) Les méthodes directes ne permettent de déterminer que le LAI de fin de saison, alors que les méthodes indirectes permettent de suivre les évolutions saisonnières.

(3) Les techniques directes (litières, relations allométriques) nécessitent la détermination préalable de la masse surfacique des feuilles pour convertir les poids secs des feuilles récoltées en surface foliaire ; la masse surfacique (ou relation poids sec/surface) doit être déterminée de préférence sur de la litière, les feuilles tombées pouvant différer des feuilles vertes en cours de saison en raison du lessivage des éléments minéraux dans les feuilles sénescentes ou partiellement décomposées.

(4) Les relations allométriques, longues et fastidieuses, se révèlent moins sensibles à la variabilité inter-annuelle et moins pertinentes que les mesures d'interception (Burton *et al.*, 1991) pour décrire des phénomènes fins (défoliations). Le manque de précision des estimations de LAI utilisant ces relations reflète les problèmes pratiques d'échantillonnage et les difficultés de changement d'échelle (Lang *et al.*, 1991), en particulier la non prise en compte par les inventaires à l'échelle de la parcelle des pertes de vigueurs des individus (seule l'appréciation "vivant" ou "mort" est faite).

(5) L'intérêt principal des méthodes indirectes est de fournir une évolution saisonnière. Nous avons toutefois souligné les difficultés de description précise de la phase de croissance rapide des feuilles, aussi bien à propos du coefficient d'extinction que de la prise en compte des troncs et branches (indice de bois).

(6) Le Démon nous a démontré son efficacité dans les couverts discontinus et en particulier la facilité d'échantillonnage rendue possible par le mode de calcul du LAI. En revanche, son utilisation est consommatrice de temps sur le terrain. Le LAI-2000, bien

que non testé dans ce travail sur des évolutions saisonnières, a fourni des LAI maxima comparables, mais la difficulté de sa mesure de référence nous semble être une limite à son utilisation en forêt et à l'échelle des peuplements.

L'analyse bibliographique a montré une tendance très marquée à la généralisation de l'utilisation des LAI-meters, aux dépens des analyses destructives, longues et fastidieuses. Ceci est une suite logique aux études comparatives encourageantes entre ces appareils et les mesures directes. Nos résultats confirment également cette bonne cohérence entre techniques, moyennant quelques précautions d'échantillonnage et d'utilisation des appareils. Les approches directes ou indirectes et les appareils présentés (Demon et LAI-2000) apparaissent complémentaires. Le choix de l'outil devrait donc être raisonné par l'objectif (évolution ou LAI maximal), la précision souhaitée et le rapport précision/investissement temps. Toutefois, des travaux complémentaires sont en cours (Dufrêne et Bréda, en préparation) pour préciser les correspondances entre LAI et SAI et la prise en compte du LAI₀, ainsi que pour affiner l'utilisation des appareils portables (en particulier, influence du nombre d'anneaux dans le calcul de LAI-Licor).

REFERENCES

- Baldy C., Combres J.C., Bonhomme R. (1973) Utilisation de pyranomètres linéaires dans l'étude des éléments du climat lumineux dans la végétation. Unesco, Réponses des plantes faces aux facteurs climatiques, Actes Coll. Upsala, 45-49.
- Bidlake W.R., Black R.A. (1989) Vertical distribution of leaf area in *Larix occidentalis* : a comparison of two estimation methods. Can. J. For., 19 : 1131-1136.
- Bolstad P.V., Gower S.T. (1990) Estimation of leaf area index in fourteen southern Wisconsin forest stands using a portable radiometer. Tree Physiol., 7 : 115-124.
- Burton A.J., Pregitzer K.S., Reed D.D. (1991) Leaf area and foliar biomass relationships in Northern hardwood forests located along an 800 km acid deposition gradient. For. Sci., 37, 4 : 1041-1059.
- Chason J.W., Baldocchi D.D., Huston M.A. (1991) A comparison of direct and indirect methods for estimating forest canopy leaf area. Agric. For. Meteorol., 57 : 107-128.
- Combre J.C., Bonhomme R., Baldy C., Goillot C., de Parcevaux S. (1970) Un pyranomètre linéaire destiné à la mesure du rayonnement sous couvert végétal. In : Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère. INRA, pp 59-70.
- Cutini A., (1993) Comparison of leaf area index estimates from litterfall and canopy transmittance in a turkey oak stand. In : Ecophysiology and genetics of trees and forests in a changing environment, Viterbo, Italy, 23-30 may 1993.

- Ducrey M. (1973)** Appréciation du rayonnement solaire dans et sous le couvert forestier. Congrès UNESCO, Le Soleil au Service de l'Homme, 2-6 juillet 1973, Paris.
- Gazarini L.C., Araùjo M.C.C., Borralho N., Pereira J.S. (1990)** Plant area index in *Eucalyptus globulus* plantations determined indirectly by a light interception method. *Tree Physiol.*, 7: 107-113.
- Gholz H.L., Vogel S.A., Cropper W.P., McKelvey J.R., Ewel K.C., Teskey R.O., Curran P.J. (1991)** Dynamics of canopy structure and light interception in *Pinus elliottii* stands, North Florida. *Ecological Monographs*, 61 : 33-51.
- Gower S.T., Norman J.M. (1991)** Rapid estimation of leaf area index in conifer and broad-leaf plantations. *Ecology*, 72 : 1896-1900.
- Granier A. (1981)** Etude des relations entre la section du bois d'aubier et la masse foliaire chez le Douglas (*Pseudotsuga menziesii* Mirb Franco). *Ann. Sci. For.*, 38 : 503-512.
- Grulois J. (1968)** Recherches sur l'écosystème forêt. La variation annuelle du coefficient d'albédo des surfaces supérieures du peuplement. *Bull. Soc. Roy. Bot de Belgique*, 1 : 141-153.
- Jahn O.L. (1979)** Penetration of photosynthetically active radiation as a measurement of canopy density of *Citrus* trees. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 104 : 557-560.
- Jarvis P.G., Leverenz J.W. (1983)** Productivity of temperate, deciduous and evergreen forests. OL Lund, DS Nobel, CB Osmond and H Ziegler (Eds). *In Ecosystem processes : mineral cycling productivity and man's influence. Physiol. Plant. Ecol.*, 12D : 233-280.
- Kruijt B. (1989)** Estimating canopy structure of an oak forest at several scales. *Forestry*, 62 : 269-284.
- Lang A.R.G. (1986)** Leaf area and average leaf angle from transmission of direct sunlight. *Aust. J. Bot.*, 34 : 349-355.
- Lang A.R.G. (1987)** Simplified estimate of leaf area index from transmittance of the sun's beam. *Agric. For. Manag.*, 41 : 179-186.
- Lang A.R.G. (1991)** Application of some of Cauchy's theorems to estimation of surface areas of leaves, needles, and branches of plants, and light transmittance. *Agric. For. Meteorol.*, 55 : 191-212.
- Lang A.R.G., McMurtrie R.E. (1992)** Total leaf areas of single trees of *Eucalyptus grandis* estimated from transmittances of the sun's beam. *Agric. For. Meteorol.*, 58 : 79-92.
- Lang A.R.G., McMurtrie R.E., Benson M.L. (1991)** Validity of surface area indices of *Pinus radiata* estimated from transmittance of the sun's beam. *Agric. For. Meteorol.*, 57 : 157-170.
- Lang A.R.G., Yueqin X. (1986)** Estimation of leaf area index from transmission of direct sunlight in discontinuous canopies. *Agric. For. Manag.*, 37 : 229-243.

- Lang A.R.G., Yueqin X., Norman J.M. (1985) Crop structure and the penetration of direct sunlight in discontinuous canopies. *Agric. For. Meteorol.*, 37 : 229-243.
- Monsi M., Saeki T. (1953) Über den Lichtfactor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. J. Bot.*, 14 : 22-52.
- Nizinski J.J. (1986) Modélisation du bilan hydrique d'une futaie de chêne en forêt de Fontainebleau. Thèse de Docteur Ingénieur, Univ. Paris sud, 101 p.
- Nizinski J.J., Saugier B. (1988) A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. *J. Appl. Ecol.*, 25 : 643-655.
- Oren R., Werk K.S., Schulze E.D. (1986) Relationships between foliage and conducting xylem in *Picea abies* (L.) Karst. *Trees*, 1 : 61-69.
- Pierce L.L., Running S.W. (1988) Rapid estimation of coniferous forest leaf area index using portable integrating radiometer. *Ecology*, 69 : 1762-1767.
- Rogers R., Hinckley T.M. (1979) Foliar weight and area related to current sapwood area in oak. *For. Sci.*, 25 : 298-303.
- Smith N.J. (1991) Predicting radiation attenuation in stands of Douglas-Fir. *For. Sci.*, 37, 5 : 1213-1223.
- Smith N.J. (1993) Leaf area index and light extinction coefficients in stands of Douglas Fir (*Pseudotsuga menziesii*). *Can. J. For.*, 23 : 317-321.
- Spitters C.J.T., Toussaint H.A.J.M., Goudriaan J. (1986) Separation of the diffuse and direct component of global radiation and its implications for modelling canopy photosynthesis. Part I. Components of incoming radiation. *Agric. For. Meteorol.*, 38 : 217-229.
- Turton S.M. (1985) The relative distribution of photosynthetically active radiation within four tree canopies, Craigieburn Range, New Zealand. *Aust. For. Res.*, 15 : 383-394.
- Vose J.M., Swank W.T. (1990) Assessing seasonal leaf area dynamics and vertical leaf area distribution in eastern white pine (*Pinus strobus* L.) with a portable light meter. *Tree Physiol.*, 7 : 125-134.
- Wang Y.S., Miller D.R., Welles J.M., Heisler G.M. (1992) Spatial variability of canopy foliage in an Oak forest estimated with fiseye sensors. *For. Sci.*, 38 : 854-865.
- Warren Wilson J. (1959) Analysis of the spatial distribution of foliage by two dimensional point quadrats. *New Phytol.*, 58 : 92-101.
- Warren Wilson J. (1960) Inclined point quadrats. *New Phytol.*, 59 : 1-8.
- Warren Wilson J. (1963) Estimation of foliage denseness and foliage angle by inclined point quadrats. *Aust. J. Bot.*, 11 : 95-105.
- Welles J.M., Norman J.M. (1991) Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal*, 83 : 818-825.

Annexe 5

Traçage isotopique naturel de l'eau du sol par l'oxygène 18 : mise en évidence des profondeurs de prélèvement.

Travail réalisé en collaboration avec André Fehri,
Centre de Recherches Géodynamiques, Thonon-les-Bains

L'étude des isotopes stables de l'hydrogène et de l'oxygène dans l'eau des plantes permet d'évaluer l'origine des ressources en eau (pluies, brouillards, eau superficielle, nappe profonde) (Dawson et Ehleringer, 1991) utilisées par les plantes en conditions naturelles ou au cours de dessèchements saisonniers (Ehleringer *et al.*, 1991, Ehleringer and Dawson, 1992, Flanagan *et al.*, 1992, Valentini *et al.*, 1992). Cette technique repose sur l'observation fondamentale qu'il n'y a pas de fractionnement isotopique ni pour les isotopes de l'hydrogène (^1H , ^2H ou D) ni pour ceux de l'oxygène (^{16}O , ^{18}O) de l'eau au cours de l'absorption racinaire (White *et al.*, 1985). La participation des eaux de pluies estivales ou/et des eaux de nappe profonde dans l'alimentation hydrique des arbres devient alors une information accessible de manière non destructive (les analyses nécessitent seulement de très petites quantités d'eau) par ces techniques isotopiques. L'analyse de la composition isotopique de la sève du xylème et de la cellulose des cernes permet en outre de prédire les pools d'eau utilisés par l'arbre à la fois à court terme (utilisation des pluies estivales par exemple) et à l'échelle saisonnière (Ehleringer et Dawson, 1992).

Ces arguments nous ont incité à mettre en œuvre cette technique pour confirmer et compléter nos travaux sur la dynamique de l'eau dans le sol et les prélèvements des arbres au cours d'épisodes de sécheresse (Bréda et Granier, 1994). L'objectif que nous nous étions fixés était le suivant : confirmer la dynamique d'épuisement de la réserve en eau dans le sol en deux étapes : prélèvements exclusivement superficiels en début de saison puis prélèvements profonds en-dessous de l'horizon d'accumulation d'argile en été.

Etape préliminaire : Recherche d'un gradient ^{18}O dans le sol

Les gradients de composition isotopique de l'eau dans un sol peuvent apparaître suite aux apports hydriques saisonniers (pluies, brouillard, neige), consécutivement à

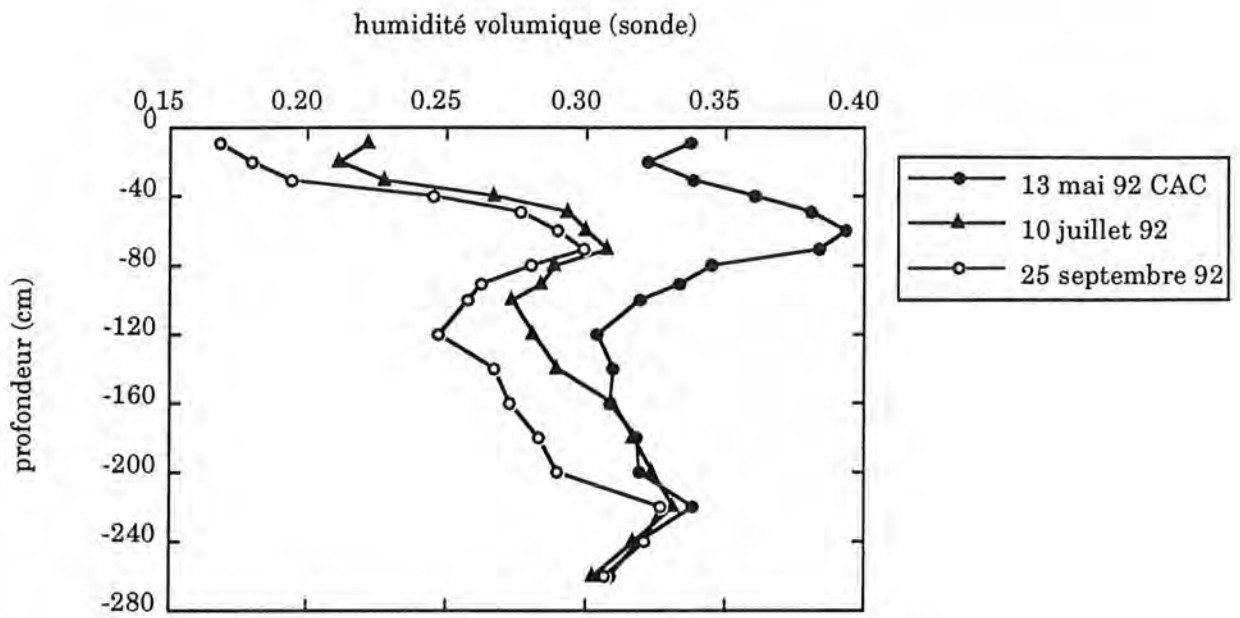


Figure 1 : Profil d'humidité volumique mesuré à la sonde à neutrons dans le lysimètre lors des deux dates de prélèvement pour les analyses d'abondance isotopique en oxygène 18. Le profil d'humidité à la capacité au champ (CAC) est également figuré.

l'évaporation des niveaux de surface du sol et enfin à des différences de composition entre eau du sol et eau de la nappe (Mérot, 1981, Ehleringer and Dawson, 1992). Avant d'entreprendre une analyse de composition isotopique de la sève, une étape préliminaire consiste donc de s'assurer que le site d'étude présente un gradient suffisamment marqué (écart d'au moins 1 à 2 δ entre le haut et le fond du profil) pour être interprétable (Ferhi, com. pers.).

Deux prélèvements de sol ont été effectués à la tarière pédologique les 8 juillet et 28 septembre 1992 dans la cuve de sécheresse, donc à l'abri des précipitations. Le dispositif avait été couvert le 28 février 1992, mais le dessèchement n'avait effectivement débuté que fin mai, à la reprise de la transpiration. La **figure 1** montre les profils d'humidité volumique (sonde à neutrons) mesurés au centre du lysimètre aux dates de prélèvements, ainsi que le profil relevé à la capacité au champ. C'est sur la forme de ces profils que les dates d'échantillonnage ont été choisies : en juillet, les prélèvements apparaissent localisés entre -80 et -160 cm, alors qu'ils sont plus profonds (-80 à -220 cm) en septembre. A cette date, le dispositif avait atteint le maximum du dessèchement. Les profondeurs de prélèvements ont été les suivantes : -5, -25, -50, -80, -110, -140, -160, -180 cm. Ces niveaux de prélèvements avaient été choisis en fonction des caractéristiques granulométriques, en particulier les teneurs en argile qui différencient deux compartiments à dynamique de circulation de l'eau différente (conductivité hydraulique élevée de 0 à -60 cm et faible au-delà de -80 cm) (Bréda et Granier, 1994). Un dessèchement du sol avait été observé au cours des précédentes saisons jusqu'à 2,00 m de profondeur.

Les abondances isotopiques relatives en oxygène 18 sont exprimées suivant l'échelle usuelle des notations δ , exprimant une différence relative de rapport isotopique molaire R ($R = {}^{18}\text{O} / {}^{16}\text{O}$) par rapport à un standard fourni par l'Agence Internationale de l'Energie Atomique (IAEA, V-SMOW = Standard mean ocean water) :

$$\delta = [R(\text{échantillon}) / R(\text{standard})] - 1 * 1000.$$
 L'unité de ce δ est le ‰. L'eau extraite du sol est analysée selon la procédure classique (Bariac *et al.*, 1981) impliquant la réaction d'équilibre entre CO_2 et H_2O , le facteur de fractionnement de ces deux réactifs ($R^{18}\text{O}(\text{CO}_2) / R^{18}\text{O}(\text{H}_2\text{O})$) étant connu ($\alpha = 1.0416$).

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ mesurées lors des deux campagnes sont reportées en fonction de la profondeur sur la **figure 2**. Les différences entre les deux profils sont faibles (au maximum 1 δ) et peuvent refléter la variabilité spatiale de l'abondance isotopique de l'eau du sol. Les valeurs les plus élevées de $\delta^{18}\text{O}$ sont trouvées près de la surface (-6.31‰), sous l'effet de l'évaporation : l'isotope lourd H_2^{18}O est discriminé négativement lors de l'évaporation et s'accumule donc dans le sol. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ au plus fort du dessèchement (28 septembre) sont plus négatives que celles du premier prélèvement et

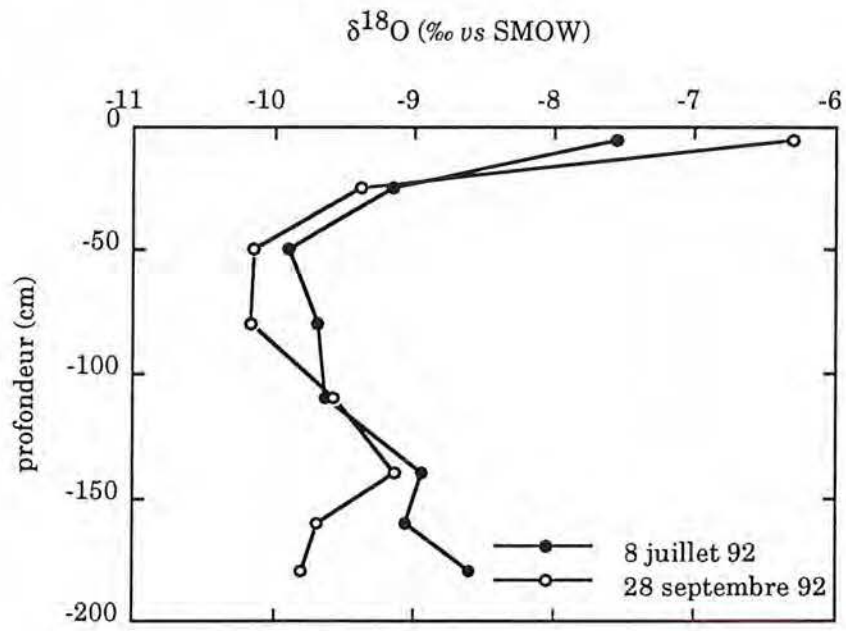


Figure 2 : Variation du $\delta^{18}\text{O}$ dans le sol du lysimètre en fonction de la profondeur lors des deux dates d'analyse

varient de -6.31 à -10.17‰. Un gradient croissant de $\delta^{18}\text{O}$ est observé jusqu'à -80 cm, puis ce gradient s'inverse pour redevenir croissant au fond du profil. Cette forme complexe de profil, image inverse des profils d'humidité (voir figure 1), ne répond pas aux critères idéaux de ce type d'analyse (gradient croissant sur toute sa profondeur) et ne correspond pas à une distribution naturelle de l'oxygène 18 telle qu'on la trouve dans des sols secs (Barnes and Allison, 1983). Ce profil pourrait être dû à la composition isotopique de l'eau des dernières irrigations (réhydratation artificielle à l'eau courante et non eau de pluie) ayant eu lieu l'automne précédent, ainsi qu'à l'arrivée de pluies d'orage par la tranchée directement à 1.40 m de profondeur et s'infiltrant ensuite. Malgré ce profil $\delta^{18}\text{O}$ complexe, nous avons poursuivi l'expérience.

Dosages isotopiques dans la sève du xylème

La composition isotopique en oxygène 18 de la cellulose du bois (Fehri et Letolle, 1979) ou de la sève du xylème est une mesure intégrée de l'ensemble des prélèvements en fonction de la profondeur dans le sol, qui reflète toutes les zones depuis lesquelles l'arbre a puisé ses ressources en eau (zones racinaires actives dans les processus d'absorption). Le bois d'aubier est un lieu privilégié d'échantillonnage, puisque situé en amont des sites d'évaporation où se produit une discrimination isotopique (enrichissement en isotope le plus lourd dans la feuille). Par exemple, Fehri et Letolle (1977) ont mesuré un $\delta^{18}\text{O}$ dans des feuilles de chêne pédonculé de +23.3‰ tandis que nous avons mesuré des $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau du sol variant entre -6 et -10 ‰, dans une région climatiquement comparable.

Les analyses ont été effectuées sur le CO_2 obtenu par pyrolyse de l'échantillon suivant une méthode décrite en détail par Ferhi *et al.*, (1983). La chaîne de pyrolyse destinée à l'extraction de l'oxygène 18 se compose d'une unité de réaction dans laquelle une laine de platine agit comme catalyseur pendant la réaction de pyrolyse, d'un piège à silicagel et d'une unité de conversion du CO en CO_2 . Le morceau de bois d'aubier (environ 10 mg) est introduit dans un tube porte échantillon immédiatement connecté à un double système de robinet d'arrêt, permettant de passer simultanément deux échantillons. Le tube est congelé dans de la neige carbonique et mis sous vide. L'ensemble du dispositif est ensuite adapté à l'extrémité du pyrolyseur, puis chauffé à 950°C par des résistances électriques. Lorsque le robinet d'arrêt du tube à échantillon est ouvert, l'eau s'échappe de l'échantillon sous forme de vapeur d'eau et passe à travers le mélange diamant-platine (source de carbone) chauffé et la vapeur d'eau est réduite selon la réaction : $\text{H}_2\text{O} + \text{C} \rightarrow \text{CO} + \text{H}_2$. Le CO produit est absorbé dans un tube en U contenant du silicagel et plongé dans de l'air liquide, tandis que le H_2 gazeux est progressivement évacué par pompage. L'échantillon est généralement entièrement desséché lorsque la

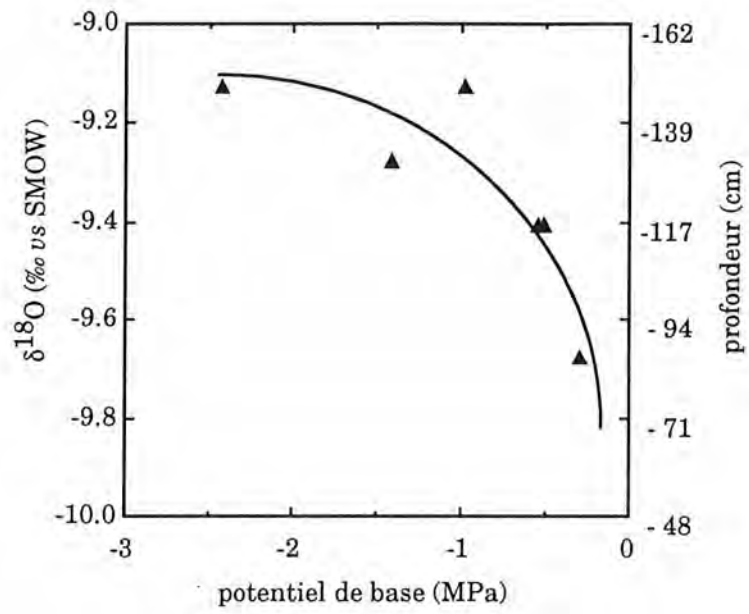


Figure 3 : Relation entre le potentiel de base des trois arbres étudiés et le $\delta^{18}\text{O}$ du sol à la profondeur à laquelle le potentiel hydrique du sol est égal au potentiel de base des arbres.

pression dans le système est inférieure à 4 Pa. Le CO est ensuite converti en CO₂ pour la mesure en spectromètre de masse.

Lors des deux dates d'étude, des échantillons d'aubier (de 4-5 mm de long et 4 mm de diamètre) ont été prélevés à 1 m au-dessus du sol à l'aide d'un marteau emporte-pièce ; aussitôt après prélèvement, les échantillons ont été enfermés hermétiquement dans des tubes en verre de 1 ml, de manière à empêcher toute évaporation qui aurait induit une discrimination parasite. Trois arbres représentatifs de la cuve ont été "carottés" : 2 chênes sessiles (notés S150 et S153) et 1 chêne pédonculé (noté P162).

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ mesurées dans les arbres ne sont pas statistiquement différentes entre les deux dates d'analyse, ni d'ailleurs entre les espèces (voir tableau I). Arbre par arbre, le $\delta^{18}\text{O}$ du chêne sessile S153 ne varie pas entre les analyses alors que le potentiel de base de cet arbre est passé de -0.53 à -2.42 MPa, le $\delta^{18}\text{O}$ de l'autre chêne sessile (S150) augmente alors que le $\delta^{18}\text{O}$ du chêne pédonculé (P162) diminue, bien que les deux arbres aient atteint des niveaux de contraintes plus sévères. Aucune relation entre le $\delta^{18}\text{O}$ et le potentiel de base n'a pu être mise en évidence (figure 3). Le $\delta^{18}\text{O}$ moyen par arbre devient moins négatif lorsque le statut des arbres passe de dominant à codominant, ce qui semble lié à des prélèvements plus profonds de l'arbre dominant. Cette relation entre le statut de l'arbre et son $\delta^{18}\text{O}$ a déjà été observée sur résineux (Dambrine, com. pers.).

	$\delta^{18}\text{O}$ - 8 juillet	$\delta^{18}\text{O}$ - 28 septembre	Moyenne (écart-type)
S150	-10.02 ($\Psi_{\text{wp}}=-0.50$)	-9.16 ($\Psi_{\text{wp}}=-1.41$)	-9.59 (0.61)
S153	-9.83 ($\Psi_{\text{wp}}=-0.53$)	-9.86 ($\Psi_{\text{wp}}=-2.42$)	-9.84 (0.02)
P162	-9.27 ($\Psi_{\text{wp}}=-0.29$)	-9.59 ($\Psi_{\text{wp}}=-0.97$)	-9.43 (0.23)
Moyenne (écart-type)	-9.71 (0.39)	-9.54 (0.35)	

Tableau I : $\delta^{18}\text{O}$ de la sève de chênes (S= sessile, P=pédonculé) soumis à une sécheresse d'intensité croissante. Les valeurs de potentiel de base (Ψ_{wp}) de chaque arbre sont indiquées entre parenthèses.

Si l'on compare maintenant ces valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des arbres à celles du sol (figure 4), on constate qu'en juillet les $\delta^{18}\text{O}$ arbres sont comparables à ceux d'une tranche de sol comprise entre -25 et -125 cm : l'extraction racinaire se localise sans ambiguïté dans cette zone. En septembre, la composition isotopique de la sève du xylème des arbres est comparable à celle du sol entre -25 et -45 cm et au-delà de -1 m. Il est toutefois possible d'exclure le prélèvement entre -25 et -45 cm car cet horizon ne contient plus d'eau

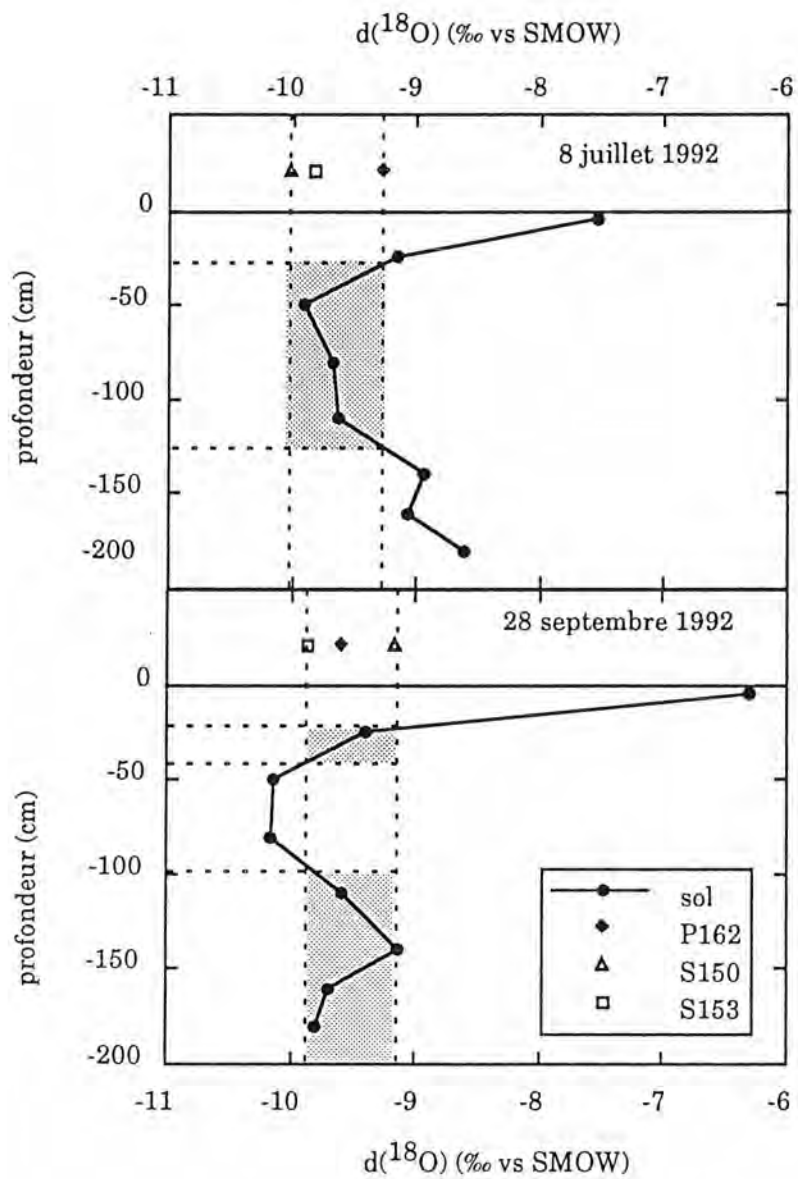


Figure 4 : Profil de $\delta^{18}\text{O}$ dans le sol du lysimètre lors des deux analyses réalisées en cours de sécheresse. Les $\delta^{18}\text{O}$ mesurés dans la sève brute de trois chênes, prélevée à un mètre du sol, sont figurés par des symboles différents. Les zones grisées représentent les niveaux de prélèvement potentiel.

extractible par les racines, le potentiel hydrique du sol à ce niveau étant de voisin de -2.0 MPa. Si l'interprétation séparée des deux analyses apparaît démonstrative de l'hypothèse de fonctionnement émise, il faut toutefois rester prudent sur les conclusions. En effet, les zones de prélèvement possible grisées sur la figure 4 sont directement liées au profil de $\delta^{18}\text{O}$ dans le sol, dont nous n'avons pas analysé la variabilité spatiale. Lorsque l'on superpose les deux analyses, la variabilité inter-arbre et les très faibles différences (non significatives) de composition des sèves et de l'eau du sol entre les dates d'analyse conduisent à la conclusion que la composition isotopique de l'eau extraite de l'aubier reflète celle du sol entre 0 et -180 cm. Cette conclusion rejoint l'analyse des profils de dessèchement du sol (figure 1) mais n'apporte aucune information supplémentaire.

Conclusion et perspectives

La mise en évidence des profondeurs de prélèvement différentiel d'espèces poussant sur un même site a souvent été réalisée avec succès grâce aux dosages d'oxygène 18 dans le sol et dans les plantes (Flanagan *et al.*, 1992, Valentini *et al.*, 1992). Dans notre cas, aucune conclusion pertinente n'a pu être tirée en raison d'un gradient d'oxygène 18 dans le sol sans doute perturbé par notre dispositif expérimental. L'étude aurait peut-être été plus probante en dehors du dispositif de sécheresse lors d'un été sec en prélevant régulièrement des échantillons de bois, en particulier dès le début de la saison (sol proche de la capacité au champ) ; de plus, la variabilité spatiale de l'abondance isotopique de l'eau dans le sol mériterait d'être prospectée en multipliant les points de prélèvements. Une autre possibilité, en utilisant l'opportunité de la cuve, aurait consisté à utiliser une eau d'irrigation de composition connue afin de créer expérimentalement un gradient d'oxygène 18 dans le sol. Les dosages réalisés ont toutefois présenté l'intérêt de révéler et de quantifier ces perturbations de répartition de l'eau dans le sol induites par le lysimètre.

Outre ce type d'approche concernant les niveaux de prélèvement, à l'échelle de l'arbre, les dosages isotopiques (^{18}O , ^2H) dans la sève du xylème ou du phloème pourraient permettre de mettre en évidence des transferts d'eau à l'intérieur même du tronc (White *et al.*, 1985). Cette approche des redistributions internes d'eau présenterait un intérêt de tout premier ordre dans la modélisation de l'architecture hydraulique des arbres à partir de modèles analogiques comportant des capacités.

Littérature citée

- Bariac T, Fehri A, Letolle R, (1981) Géochimie. Nouvelles déterminations du facteur de fractionnement isotopique de l'oxygène entre le CO₂ et l'eau à 25°C. C.R. Acad. Sc. Paris, 292, série II, 605-606.
- Barnes CJ, Allison GB (1983) The distribution of deuterium and O-18 in dry soil. *Journal of Hydrology*, 60, 141-156.
- Bréda N, Granier A, (1994) Soil water dynamics in an oak stand : soil moisture, water potentials and root water uptake. (en préparation)
- Dawson TE, Ehleringer JR, (1991) Streamside trees that do not use stream water : evidence from hydrogen isotope ratios. *Nature*, 350, 335-337.
- Ehleringer JR, Dawson TE, (1992) Water uptake by plants : perspectives from stable isotope composition. *Plant, Cell and Environment*, 15, 1073-1082.
- Ehleringer JR, Phillips SL, Schuster WSF, Sandquist DR, (1991) Differential utilization of summer rains by desert plants. *Oecologia*, 88, 430-434.
- Fehri A, Bariac T, Jusserand C, Letolle R, (1983) An integrated method for isotopic analysis of oxygen from organic compounds, air water vapor and leaf water. *Int. J. Appl. Radiat. Isot.*, 10, 1451-1457.
- Fehri A, Letolle R, (1977) Variation de la composition isotopique de l'oxygène organique de quelques plantes en fonction de leur milieu de vie. C.R. Acad. Sc. Paris, 284, série D, 1887-1889.
- Fehri A, Letolle R, (1979) Relation entre le milieu climatique et les teneurs en oxygène 18 de la cellulose des plantes terrestres. *Physiol Vég.*, 17, 107-117.
- Flanagan LB, Ehleringer JR, Marshall JD, (1992). Differential uptake of summer precipitation among co-occurring trees and shrubs in a pinyon-juniper woodland. *Plant Cell and Environ.*, 15, 831-836.
- Mérot P (1981) Le traçage naturel de l'eau par les isotopes du milieu appliqué au transfert de l'eau dans les sols : mise en évidence du transfert latéral. *Bulletin du G.F.H.N.*, 9, 18-36.
- Valentini R, Scarascia Mugnozza GE, Ehleringer JR, (1992) Hydrogen and carbon isotope ratios of selected species of a mediterranean macchia ecosystem. *Functional Ecology*, 6, 627-631.
- White JWC, Cook ER, Lawrence JR, Broecker WS, (1985) The D/H ratios of sap in trees : implications for water sources and tree ring D/H ratios. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 49, 237-246.

Annexe 6

Modèle de bilan hydrique

Travail en cours de développement
réalisé en collaboration avec A. Granier

Un modèle climatique de bilan hydrique forestier est actuellement développé dans l'optique de fournir un outil à la fois opérationnel, c'est-à-dire dont les variables d'entrées sont d'accès facile, et prenant en compte le comportement écophysologique caractéristique de l'espèce forestière choisie (feuillue ou résineuse). Pour remplir ce double objectif, un pas de temps journalier a été retenu. Ce choix résulte d'un compromis entre un modèle décadaire qui peut masquer des épisodes de déficits hydriques courts mais suffisants pour affecter le fonctionnement hydrique du peuplement et un modèle horaire, permettant de descendre à un niveau d'explication fin ne se justifiant pas ici.

Le modèle de bilan hydrique simplifié utilisé gère au pas de temps journalier et à des niveaux de finesse plus ou moins élaborés les flux suivants : pluie, évaporation de l'eau interceptée, transpiration des arbres, évaporation du sol, drainage. On écrit que les variations de réserve hydrique du sol résultent du bilan des flux d'eau entrant (pluie au sol) et sortant (transpiration, évaporation du sol, drainage) (figure 1). En raison des caractéristiques topographiques du site étudié, nous n'avons pas pris en compte les écoulements latéraux et le ruissellement ; les flux profonds (remontées capillaires) n'ont pas été quantifiés directement et n'interviennent pas dans le modèle. L'écoulement le long des troncs a été négligé (moins de 1% sur le chêne, d'après Nizinski et Saugier, 1988). Les simplifications ci-dessus pourraient être intégrées au modèle, en particulier pour une application en conditions de pente. Les sorties du modèles sont journalières et sont présentées sous forme de cumuls annuel, saisonnier ou mensuel. La sortie du modèle est une évolution journalière de la réserve hydrique du sol. Les sorties annuelles ou saisonnières fournissent également les paramètres nécessaires au calcul de la réserve : ETP, ETR, ETR/ETP, rayonnement, pluie, ainsi que des indices de stress qui seront définis plus loin.

Les paramètres du modèle sont d'une part des données climatologiques (ETP et pluie) et d'autres part des caractéristiques du peuplement, de la station et de la phénologie de l'espèce.

(1) Les données climatiques journalières d'entrées sont typiquement accessibles dans tous les postes météorologiques : rayonnement global, température sèche, vitesse du vent, déficit de saturation de l'air, pluie. L'ETP Penman, qui est une variable-clé du modèle, est recalculée, de manière a

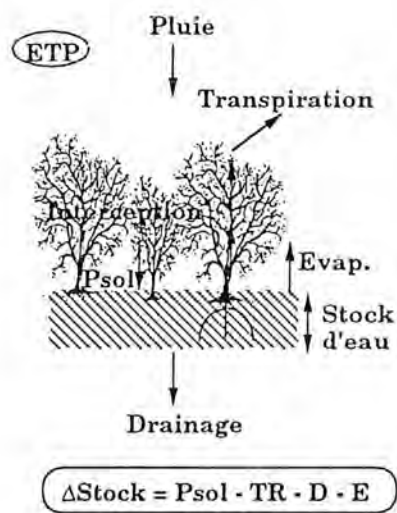


Figure 1: Modèle simplifié de bilan hydrique journalier de peuplement feuillu

obtenir des séries homogènes d'ETP, à partir d'une formule de calcul unique (Choisnel *et al.*, 1992). En effet, un important travail préliminaire d'analyse de longues séries climatiques (1976-93 et 1950-92), fournies par les postes météorologiques d'Amance (poste INRA) et de Tomblaine (poste Météo Nationale) a mis en évidence :

- * des différences de formule de calcul de l'ETP utilisée pour un couvert de type gazon (Météo Nationale) ou de type forestier (INRA), issue de coefficients d'albédo différents (gazon : 0.20 ; forêt : 0.11) pour le calcul du rayonnement net .

- * des biais dans les séries longues apparaissant en particulier lors de remplacement de capteurs

- * des données manquantes (ETP hivernales par exemple).

Le travail d'homogénéisation et de consolidation des données climatiques a utilisé à la fois des techniques de régression entre postes pour chaque paramètre climatique élémentaire, de comparaison aux valeurs normales (valeurs moyennes du paramètre testé sur une période de 30 ans au même poste météo) et de calcul de coefficient de correction des mesures fournies par différents capteurs. Ces différentes techniques permettant de vérifier la cohérence des données climatiques (Choisnel *et al.*, 1992) et de générer des données climatiques manquantes sont rappelées par Shih et Cheng (1991).

(2) Les données caractéristiques de l'espèce et du peuplement

Dès lors que l'on travaille sur un couvert feuillu caduque, les premières difficultés apparaissent liées aux variations saisonnières de l'indice foliaire, et nécessitent au minimum la connaissance des dates de débourrement et de chute des feuilles moyens pour l'espèce étudiée dans la région de la simulation (figure 2, (1)). La phénologie du couvert et l'indice foliaire sont pris en compte de manière indirecte, par leurs conséquences sur l'interception des pluies (2) et la transpiration (3). Dans le cas de peuplements résineux, l'indice foliaire est considéré comme constant tout au long de la saison.

La réserve utile de la station, un coefficient d'évaporation du sol (exprimé en % de l'ETP) et une interception moyenne des précipitations sont des paramètres à fournir. Enfin, un coefficient de transpiration T/ETP en conditions d'alimentation hydrique non limitante et à indice foliaire maximal (= transpiration maximale) doit être fourni.

Les équations du modèle permettent de gérer l'interception des précipitations et la transpiration du peuplement, de calculer la réserve hydrique du sol jour après jour et des indices de stress.

L'indice foliaire et la structure du couvert (continu ou ouvert) conditionnent la quantité d'eau interceptée et par suite la quantité d'eau arrivant au sol (2).

Plusieurs options pour calculer l'interception des pluies sont proposées : (1) à partir d'une fonction proposée par Aussenac (1968) établie pendant la phénophase feuillée pour un peuplement feuillu (hêtre et charme) ; la formulation initiale exprime l'interception en fonction de la pluie

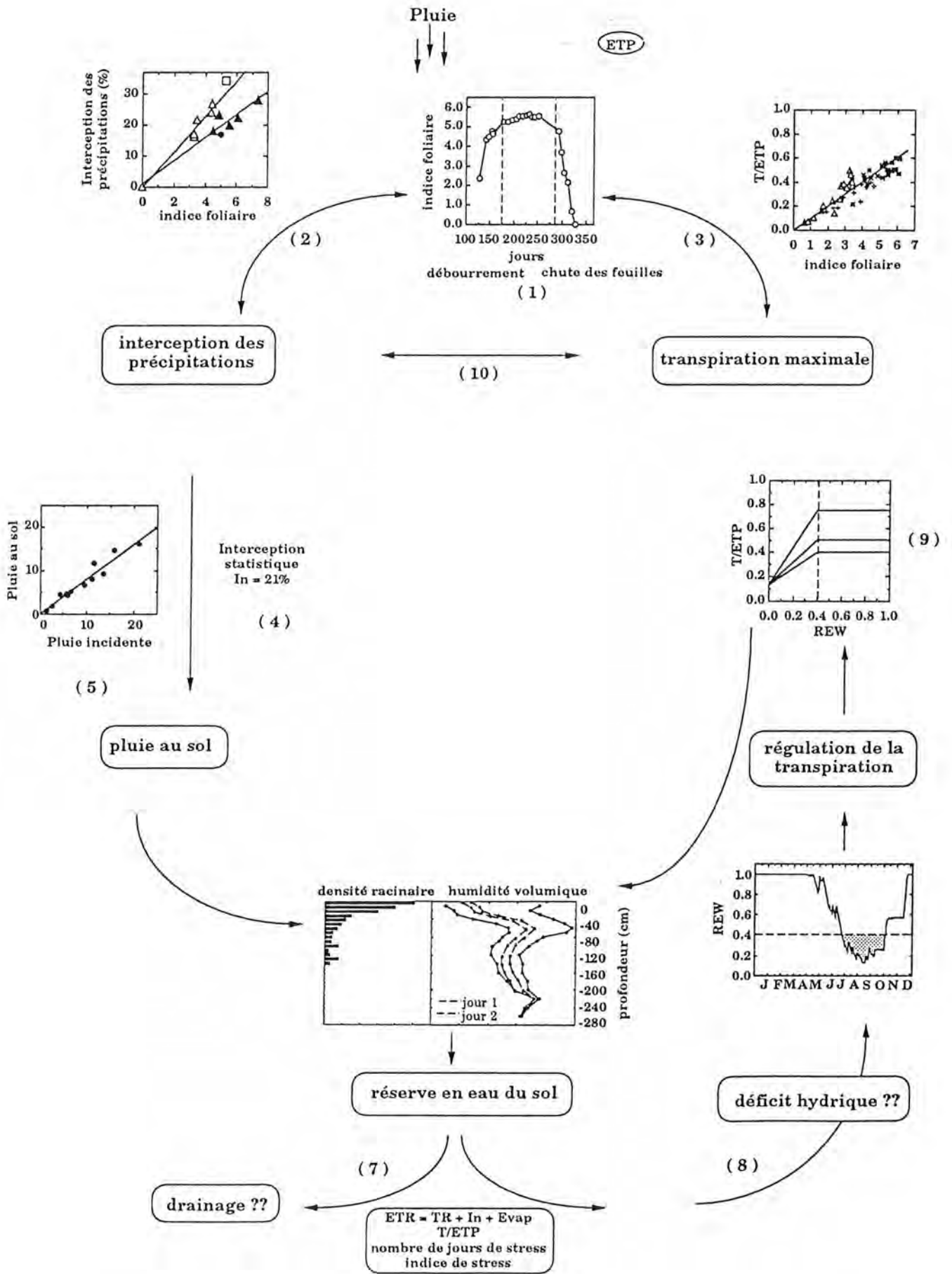


Figure 2 : Schéma général du modèle de bilan hydrique journalier de peuplement feuillu.

incidente et de l'éclairement relatif sous couvert. Il est donc possible d'ajuster le calcul d'interception selon le LAI du peuplement, en utilisant une loi d'extinction du rayonnement. (2) en utilisant une valeur d'interception moyenne sur la saison (interception statistique, (4)) ou (3) à partir d'une relation expérimentale entre pluie incidente et pluie au sol établie dans le peuplement de chênes étudié (Bréda, 1994) (5).

Dans tous les cas, une valeur d'interception maximale est fixée pour les pluies supérieures à 20 mm. Les pluies arrivant au sol sont calculées par différence entre pluie incidente et interception. Une valeur d'interception est fixée pour la période défeuillée. Pendant les 15 jours suivant le débourrement et les 15 jours précédents la chute des feuilles, l'interception augmente ou diminue linéairement.

L'eau atteignant le sol (pluie incidente - interception) recharge la réserve hydrique du sol, jusqu'à atteindre la limite de saturation où une fonction drainage intervient (7). Le sol est constitué d'un seul réservoir comprenant toute la profondeur enracinée (6). Un modèle à deux réservoirs est développé parallèlement mais n'est pas actuellement opérationnel (Chassagneux et Choisnel, 1986, 1987).

La transpiration journalière est calculée comme une fonction de l'ETP ($T = T/ETP * ETP$) tant que la fraction disponible de la réserve hydrique du sol (REW) est comprise entre 60 et 100% de la réserve utile (8), le rapport T/ETP ayant été fixé pour un LAI donné (ici représenté pour LAI = 3, 4,5 et 6). En dessous de ce seuil de 0.4 en REW, c'est-à-dire en période de déficit hydrique, le rapport T/ETP décroît linéairement jusqu'à zéro (9). Si l'interception n'est pas nulle, c'est-à-dire que le couvert est mouillé, une perte de transpiration par interception est déduite de la transpiration calculée comme décrit précédemment (10).

Actuellement, les fluctuations saisonnières de l'indice foliaire ne sont pas modélisées et des fonctions linéaires vérifiées expérimentalement sur le chêne (Bréda, 1994) sont appliquées au printemps et à l'automne :

- pendant les 30 jours suivant la date de débourrement, le rapport T/ETP augmente linéairement de 0 à sa valeur maximale
- pendant les 30 jours précédents la date de chute des feuilles, le rapport T/ETP diminue linéairement jusqu'à zéro.

L'indice foliaire maximal du peuplement n'est donc pas un paramètre du modèle, mais il est pris en compte dans la définition de l'interception moyenne et du rapport T/ETP. Un sous-modèle d'évolution saisonnière de LAI est à l'étude et permettra d'affiner ce module.

Le modèle est itératif : la réserve hydrique du sol au jour n est calculée à partir de la réserve du jour précédent à laquelle sont ajoutées les précipitations au sol. Si la réserve ainsi calculée est supérieure à la réserve utile, l'excès est drainé et la réserve égale à la réserve utile. L'évaporation

année	TR	ETR	ETP	TR/ETP	ETR/ETP	Rgl	pluie	njSTR	déficit rés.
1989	291	400	800	0.36	0.5	316	268	100	16.3
1990	300	402	652	0.46	0.62	300	382	56	4.9
1991	263	359	698	0.38	0.51	299	276	80	15.8
1992	313	421	640	0.49	0.66	275	338	68	4.4
1993	286	392	562	0.51	0.7	253	434	22	1.7

Tableau 1 : Exemple de fichier de sortie du modèle de bilan hydrique sous forme de cumuls saisonniers. Transpiration, évapotranspiration réelle et potentielle et pluies sont exprimés en mm. Le nombre de jours de stress (nj STR) correspond au nombre de jours pendant lesquels la réserve est inférieure à 40% de la réserve utile. Le déficit de réserve est la somme des écarts de réserve par rapport à ce seuil de 40%. Les hypothèses de la simulation sont : $T/ETP=0.75$, $RU=160$ mm. Les données climatiques utilisées sont celles du poste météo d'Amance.

du sol (en routine 2% de l'ETP) et la transpiration sont ensuite soustraites. L'ETR est calculée comme étant la somme de la transpiration, de l'interception et de l'évaporation du sol.

Différents indices de stress sont calculés pour les fichiers de sortie cumulés, cumuls mensuel, annuel ou sur la saison de végétation (limitée par des dates de débourrement et de chute des feuilles) :

(1) le rapport T/ETP,

(2) le nombre de jours de stress, c'est-à-dire le nombre de jours pendant lesquels la réserve hydrique du sol a été inférieure à 60% de la réserve utile et donc pendant lesquels la transpiration est affectée

(3) le déficit de réserve cumulé, somme des écarts journaliers entre REW et le seuil de 0.4 REW.

Un exemple de sortie de cumuls saisonniers est donné **tableau 1**.

Littérature citée

- Aussenac G. (1968)** Interception des précipitations par le couvert forestier. *Ann. Sci. For.*, 25 : 135-156.
- Bréda N. (1994)** Analyse du fonctionnement hydrique des chêne sessile (*Quercus petraea*) et pédonculé (*Quercus robur*) en conditions naturelles ; effets des facteurs du milieu et de l'éclaircie. Thèse de l'Université Henri Poincaré de Nancy I, 59 p + publications.
- Choisnel E., de Villele O., Lacroze F. (1992)** Une approche uniformisée du calcul de l'évapotranspiration potentielle pour l'ensemble des pays de la communauté européenne. Office des Publications Officielles des Communautés Européennes, Agriculture series, EUR 14223, 178 p.
- Chassagneux P., Choisnel E. (1986)** Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. I- Principes physiques et description du modèle. *Ann. Sci. For.*, 43 : 505-520.
- Chassagneux P., Choisnel E. (1987)** Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. II- Calibrages et résultats du modèle. *Ann. Sci. For.*, 44 : 171-188.
- Nizinski J.J., Saugier B. (1988)** Mesures et modélisation de l'interception nette dans une futaie de chênes. *Acta Oecologica, Oecol. Plant.*, 9 : 311-329.
- Shih S.F., Cheng K.S. (1991)** Evapotranspiration estimation for data-short environment. *J. Irrig. and Drainage Engineering*, 117, 107-122.

Correspondance entre dates et jours juliens Année 1993

Date	Jl	Date	Jl	Date	Jl	Date	Jl	Date	Jl	Date	Jl	Date	Jl
1/01/93	1	26/02/93	57	23/04/93	113	18/06/93	169	13/08/93	225	8/10/93	281	3/12/93	337
2/01/93	2	27/02/93	58	24/04/93	114	19/06/93	170	14/08/93	226	9/10/93	282	4/12/93	338
3/01/93	3	28/02/93	59	25/04/93	115	20/06/93	171	15/08/93	227	10/10/93	283	5/12/93	339
4/01/93	4	1/03/93	60	26/04/93	116	21/06/93	172	16/08/93	228	11/10/93	284	6/12/93	340
5/01/93	5	2/03/93	61	27/04/93	117	22/06/93	173	17/08/93	229	12/10/93	285	7/12/93	341
6/01/93	6	3/03/93	62	28/04/93	118	23/06/93	174	18/08/93	230	13/10/93	286	8/12/93	342
7/01/93	7	4/03/93	63	29/04/93	119	24/06/93	175	19/08/93	231	14/10/93	287	9/12/93	343
8/01/93	8	5/03/93	64	30/04/93	120	25/06/93	176	20/08/93	232	15/10/93	288	10/12/93	344
9/01/93	9	6/03/93	65	1/05/93	121	26/06/93	177	21/08/93	233	16/10/93	289	11/12/93	345
10/01/93	10	7/03/93	66	2/05/93	122	27/06/93	178	22/08/93	234	17/10/93	290	12/12/93	346
11/01/93	11	8/03/93	67	3/05/93	123	28/06/93	179	23/08/93	235	18/10/93	291	13/12/93	347
12/01/93	12	9/03/93	68	4/05/93	124	29/06/93	180	24/08/93	236	19/10/93	292	14/12/93	348
13/01/93	13	10/03/93	69	5/05/93	125	30/06/93	181	25/08/93	237	20/10/93	293	15/12/93	349
14/01/93	14	11/03/93	70	6/05/93	126	1/07/93	182	26/08/93	238	21/10/93	294	16/12/93	350
15/01/93	15	12/03/93	71	7/05/93	127	2/07/93	183	27/08/93	239	22/10/93	295	17/12/93	351
16/01/93	16	13/03/93	72	8/05/93	128	3/07/93	184	28/08/93	240	23/10/93	296	18/12/93	352
17/01/93	17	14/03/93	73	9/05/93	129	4/07/93	185	29/08/93	241	24/10/93	297	19/12/93	353
18/01/93	18	15/03/93	74	10/05/93	130	5/07/93	186	30/08/93	242	25/10/93	298	20/12/93	354
19/01/93	19	16/03/93	75	11/05/93	131	6/07/93	187	31/08/93	243	26/10/93	299	21/12/93	355
20/01/93	20	17/03/93	76	12/05/93	132	7/07/93	188	1/09/93	244	27/10/93	300	22/12/93	356
21/01/93	21	18/03/93	77	13/05/93	133	8/07/93	189	2/09/93	245	28/10/93	301	23/12/93	357
22/01/93	22	19/03/93	78	14/05/93	134	9/07/93	190	3/09/93	246	29/10/93	302	24/12/93	358
23/01/93	23	20/03/93	79	15/05/93	135	10/07/93	191	4/09/93	247	30/10/93	303	25/12/93	359
24/01/93	24	21/03/93	80	16/05/93	136	11/07/93	192	5/09/93	248	31/10/93	304	26/12/93	360
25/01/93	25	22/03/93	81	17/05/93	137	12/07/93	193	6/09/93	249	1/11/93	305	27/12/93	361
26/01/93	26	23/03/93	82	18/05/93	138	13/07/93	194	7/09/93	250	2/11/93	306	28/12/93	362
27/01/93	27	24/03/93	83	19/05/93	139	14/07/93	195	8/09/93	251	3/11/93	307	29/12/93	363
28/01/93	28	25/03/93	84	20/05/93	140	15/07/93	196	9/09/93	252	4/11/93	308	30/12/93	364
29/01/93	29	26/03/93	85	21/05/93	141	16/07/93	197	10/09/93	253	5/11/93	309	31/12/93	365
30/01/93	30	27/03/93	86	22/05/93	142	17/07/93	198	11/09/93	254	6/11/93	310		
31/01/93	31	28/03/93	87	23/05/93	143	18/07/93	199	12/09/93	255	7/11/93	311		
1/02/93	32	29/03/93	88	24/05/93	144	19/07/93	200	13/09/93	256	8/11/93	312		
2/02/93	33	30/03/93	89	25/05/93	145	20/07/93	201	14/09/93	257	9/11/93	313		
3/02/93	34	31/03/93	90	26/05/93	146	21/07/93	202	15/09/93	258	10/11/93	314		
4/02/93	35	1/04/93	91	27/05/93	147	22/07/93	203	16/09/93	259	11/11/93	315		
5/02/93	36	2/04/93	92	28/05/93	148	23/07/93	204	17/09/93	260	12/11/93	316		
6/02/93	37	3/04/93	93	29/05/93	149	24/07/93	205	18/09/93	261	13/11/93	317		
7/02/93	38	4/04/93	94	30/05/93	150	25/07/93	206	19/09/93	262	14/11/93	318		
8/02/93	39	5/04/93	95	31/05/93	151	26/07/93	207	20/09/93	263	15/11/93	319		
9/02/93	40	6/04/93	96	1/06/93	152	27/07/93	208	21/09/93	264	16/11/93	320		
10/02/93	41	7/04/93	97	2/06/93	153	28/07/93	209	22/09/93	265	17/11/93	321		
11/02/93	42	8/04/93	98	3/06/93	154	29/07/93	210	23/09/93	266	18/11/93	322		
12/02/93	43	9/04/93	99	4/06/93	155	30/07/93	211	24/09/93	267	19/11/93	323		
13/02/93	44	10/04/93	100	5/06/93	156	31/07/93	212	25/09/93	268	20/11/93	324		
14/02/93	45	11/04/93	101	6/06/93	157	1/08/93	213	26/09/93	269	21/11/93	325		
15/02/93	46	12/04/93	102	7/06/93	158	2/08/93	214	27/09/93	270	22/11/93	326		
16/02/93	47	13/04/93	103	8/06/93	159	3/08/93	215	28/09/93	271	23/11/93	327		
17/02/93	48	14/04/93	104	9/06/93	160	4/08/93	216	29/09/93	272	24/11/93	328		
18/02/93	49	15/04/93	105	10/06/93	161	5/08/93	217	30/09/93	273	25/11/93	329		
19/02/93	50	16/04/93	106	11/06/93	162	6/08/93	218	1/10/93	274	26/11/93	330		
20/02/93	51	17/04/93	107	12/06/93	163	7/08/93	219	2/10/93	275	27/11/93	331		
21/02/93	52	18/04/93	108	13/06/93	164	8/08/93	220	3/10/93	276	28/11/93	332		
22/02/93	53	19/04/93	109	14/06/93	165	9/08/93	221	4/10/93	277	29/11/93	333		
23/02/93	54	20/04/93	110	15/06/93	166	10/08/93	222	5/10/93	278	30/11/93	334		
24/02/93	55	21/04/93	111	16/06/93	167	11/08/93	223	6/10/93	279	1/12/93	335		
25/02/93	56	22/04/93	112	17/06/93	168	12/08/93	224	7/10/93	280	2/12/93	336		



Nom : Mademoiselle BREDA Nathalie

Prénom :

DOCTORAT DE L'UNIVERSITE DE NANCY I

en BIOLOGIE FORESTIERE

VU, APPROUVÉ ET PERMIS D'IMPRIMER

Nancy, le 17 JUIN 1994 n° 165

Le Président de l'Université



J.P. FINANCE



Résumé : Ce travail fait la synthèse de 5 années de mesures écophysiological et édaphiques réalisées dans un peuplement mélangé de chênes (*Quercus petraea* et *Q. robur*) âgé de 35 ans. Les mécanismes de transfert de l'eau et ses résistances sont analysés en phase liquide (flux de sève) et vapeur (conductance stomatique), à différentes échelles (feuille, arbre, couvert) en condition d'alimentation hydrique optimale et en régime de dessèchement. Les deux espèces étudiées ont montré un ensemble de caractères de tolérance à la sécheresse : régulation stomatique précoce mais partielle, conduisant au maintien de gradient de potentiels hydriques élevés et de niveaux de transpiration significatifs, faible vulnérabilité à la cavitation, enracinement profond. Le chêne pédonculé (*Q. robur*) a toutefois montré un seuil de cavitation plus précoce que le chêne sessile (*Q. petraea*).

La répartition entre horizons des prélèvements de l'eau du sol par les arbres a varié en profondeur lorsque la sécheresse s'est intensifiée. Les évolutions saisonnières de potentiel hydrique de base étaient similaires à celles du potentiel hydrique du sol dans l'horizon enraciné le plus humide.

Les densités de flux de sève variaient peu entre arbres en peuplement fermé bien alimenté en eau, mais la dispersion augmentait fortement après éclaircie ou lors d'un stress hydrique. La transpiration du peuplement a varié entre les années non seulement en fonction des conditions d'alimentation en eau, mais aussi en relation avec les fluctuations d'indice foliaire et de structure du couvert ; ce résultat a été confirmé par l'étude des effets d'une éclaircie sur l'indice foliaire et la transpiration du peuplement. Les variations de croissance en circonférence entre les années ont pu être corrélées directement et/ou avec arrière-effet aux transpirations.

L'analyse de la conductance du couvert a montré une forte dépendance avec les facteurs climatiques (rayonnement et déficit de saturation de l'air) et un fort couplage avec l'atmosphère. Une modélisation de la transpiration à partir de la formule de Penman-Monteith a été réalisée aux pas de temps horaire et journalier.

Enfin, un modèle de bilan hydrique a été calibré à partir des résultats expérimentaux (phénologie, interception des précipitations, transpiration) et validé par confrontation aux mesures directes de réserve hydrique du sol (sonde à neutrons).

Mots clés : relations hydriques, transpiration, conductance stomatique, conductance du couvert, indice foliaire, variabilité inter-annuelle, chênes, sécheresse, peuplement, arbre, synthèse

Abstract : This work summarizes 5 years of ecophysiological and edaphic measurements conducted in a 35-year-old mixed oaks stand (*Quercus petraea* et *Q. robur*). Mechanisms of the water transfer and resistances are analysed in liquid (sap flow) and vapour phases (stomatal conductance), at different scales (leaf, tree, canopy) under well watered or drying conditions. Both species displayed some drought tolerance features : an early but partial stomatal closure that maintained high water potential gradients and significant rates of transpiration, a low vulnerability to cavitation and a deep rooting system. Nevertheless, pedunculate oak (*Q. robur*) was more sensitive to embolism compared to sessile oak (*Q. petraea*).

Water uptake distribution among soil layers was modified when drought increased. Seasonal trends of predawn leaf water potential and soil water potential of the wettest rooted zone were similar.

Sap flux densities exhibited a low variability among trees in the well watered and closed stand, but this variability increased sharply after thinning or under dry conditions. Stand transpiration varied among years due to both soil water availability and leaf area index and canopy structure fluctuations ; this result was confirmed by the analyse of the effects of thinning on stand leaf area and transpiration. Variations in circumference increments were related to transpiration, directly or by the way of back effects.

Variations in canopy conductance were well correlated with global radiation and vapour pressure deficit and a strong coupling with the atmosphere was observed. A model for both daily and hourly transpiration was developed based on Penman-Monteith equation.

Finally, a water balance model was calibrated from experimental data (phenology, throughfall, transpiration) and validated by comparison with direct measurements of soil water reserve (neutron probe).

Key words : water relations, transpiration, stomatal conductance, canopy conductance, leaf area index, between years variability, oaks, drought, stand, tree, synthesis.